



# Variabilité de structure et de fonctionnement d'un écosystème de bord est: Application à l'upwelling de Californie

Fanny Chenillat

## ► To cite this version:

Fanny Chenillat. Variabilité de structure et de fonctionnement d'un écosystème de bord est: Application à l'upwelling de Californie. Océanographie. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2011. Français. NNT: . tel-00747012

**HAL Id: tel-00747012**

**<https://theses.hal.science/tel-00747012>**

Submitted on 30 Oct 2012

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



université de bretagne  
occidentale



**THÈSE / UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE**

*sous le sceau de l'Université européenne de Bretagne*

pour obtenir le titre de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE**

*Mention : Océanographie Physique*

**École Doctorale des Sciences de la Mer**

présentée par

**Fanny Chenillat**

Préparée au LEMAR UMR 6539,  
Institut Universitaire Européen de la Mer,

et au LPO UMR 6523,  
Université de Bretagne Occidentale.

# Variabilité de structure et de fonctionnement d'un écosystème de bord est: application à l'upwelling de Californie

**Thèse soutenue le 13 décembre 2011**

devant le jury composé de :

**Marina LEVY**

Directeur de Recherche CNRS, LOCEAN UMR 7159, IPSL, UPMC, Paris, France / *Rapporteur*

**Patrick MARCHESIELLO**

Directeur de Recherche IRD, LEGOS, Toulouse, France / *Rapporteur*

**Peter J.S. FRANKS**

Professeur, IOD SCRIPPS Institution of Oceanography, UCSD, La Jolla, USA / *Examineur*

**Vincent ECHEVIN**

Chargé de Recherche IRD, LOCEAN UMR 7159, IPSL, UPMC, Paris, France / *Examineur*

**Laurent MEMERY**

Directeur de Recherche CNRS, LEMAR UMR 6539, UBO, Plouzané, France / *Examineur*

**Bruno BLANKE**

Directeur de Recherche CNRS, LPO UMR 6523, UBO, Brest, France / *Directeur de Thèse*

**Pascal RIVIÈRE**

Maître de Conférence UBO, LEMAR UMR 6539, UBO, Plouzané, France / *Encadrant*

**Xavier CAPET**

Chargé de Recherche CNRS, LPO UMR 6523, Ifremer, Plouzané, France / *Encadrant*



# Résumé

Le système du Courant de Californie (CCS) est l'un des grands systèmes d'upwelling de bord est de la planète, caractérisés par un régime saisonnier de vents qui provoque des remontées d'eaux profondes (upwelling côtier), riches en nutriments, favorisant une forte activité biologique. À long terme, l'écosystème du CCS révèle des alternances de dominance de communautés marines, encore inexplicées. L'objet de cette thèse est de comprendre l'effet de la variabilité pluriannuelle des vents sur la structure et le fonctionnement des premiers maillons trophiques de l'écosystème du CCS à partir d'études de processus reposant sur une approche numérique.

Une première étude a permis de montrer que l'upwelling côtier et le transport côte-large ont une variabilité à basse fréquence fortement corrélée à celle de la tension de vent parallèle à la côte et au mode North Pacific Gyre Oscillation (NPGO), mis en évidence récemment et connu pour capturer une part de la variabilité à basse fréquence des vents d'upwelling et de la chlorophylle dans le CCS. Une étude fine de ces vents a permis de mettre en évidence une relation forte entre leur variabilité saisonnière et le mode NPGO, avec une modulation temporelle du déclenchement de la saison d'upwelling du CCS. L'impact d'un tel déphasage de l'upwelling sur un écosystème planctonique a pu ensuite être testé. À la côte, l'écosystème répond directement à un scénario d'upwelling précoce par une productivité plus forte. Au large, les incidences sur l'écosystème s'opèrent via les processus de transport côte-large. L'effet sur le zooplancton est plus prononcé que sur le phytoplancton et est susceptible d'affecter les niveaux trophiques supérieurs.

**Mots clés :** California Current System, upwelling côtier, variabilité inter-annuelle, variabilité saisonnière, écosystème, NPGO, transport côte-large, ROMS.





# Abstract

The California Current System (CCS) is one of the major eastern boundary upwelling systems, which are characterized by a seasonal wind regime that upwells deep nutrient-rich water to the surface, favorable to high biological activity at coast. In the long term, the CCS ecosystem reveals still unexplained shifts in marine communities. In this context, this thesis aims at understanding how pluriannual wind variability influences the structure and functioning of the lower trophic levels of the CCS ecosystem. With this end in view, we carry out process studies based on a numerical approach.

In a first study, we show that the low frequency variability of coastal upwelling and cross-shore transport is strongly correlated with that of alongshore wind stress and with the North Pacific Gyre Oscillation (NPGO). This latter mode was recently discovered and is known to explain part of the low frequency variability of the upwelling winds and chlorophyll in the CCS. At a finer scale, we show a strong relationship between the seasonal variability of the upwelling winds and the NPGO, which is translated into temporal modulation of the upwelling onset in the CCS. We investigate the influence of such a delay in upwelling onset on a planktonic ecosystem. Nearshore, in an early upwelling scenario, the ecosystem is immediately more productive. Offshore, the ecosystem is also influenced via cross-shore transport processes. The effect on zooplankton species is more pronounced than on phytoplankton species and may impact higher trophic levels.

**Key words :** California Current System, coastal upwelling, pluriannual variability, seasonal variability, ecosystem, NPGO, cross-shore transport, ROMS.



# Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Laurent Memery, directeur du LEMAR, ainsi que Claude Roy, directeur du LPO, pour m'avoir accueillie dans leur laboratoire respectif.

Je tiens ensuite à remercier chaleureusement mes deux encadrants Pascal Rivière et Xavier Capet, ainsi que mon directeur de thèse, Bruno Blanke, pour leur aide, leur soutien et leur gentillesse tout au long de ces trois années de thèse. Merci Pascal d'avoir proposé ce sujet de recherche et de m'avoir fait confiance. Ta rigueur de travail, ta patience et tout le temps que tu m'as accordé malgré ta charge colossale d'enseignement m'ont beaucoup apportés. Merci encore Pascal d'avoir été présent dans tous les moments de doute, si nombreux pendant la thèse. Merci Xavier d'avoir accepté de nous rejoindre au cours de cette thèse ; tes idées fructueuses, ta motivation, et ton enthousiasme ont été un réel moteur dans mon travail. Enfin, merci Bruno pour la pertinence de tes remarques, pour la rapidité de tes corrections et toute l'aide que tu m'as donnée. À travers tous nos échanges, Pascal, Xavier, Bruno, vous n'avez fait que renforcer mon goût pour la recherche.

Merci aux membres du jury ainsi qu'à mes deux rapporteurs, Marina Lévy et Patrick Marchesiello, pour vos remarques constructives et vos conseils qui m'ont permis d'enrichir ce manuscrit de thèse.

Merci aussi à tous les membres du LEMAR et du LPO qui ont su répondre à mes

questions. Merci Philippe Pondaven pour tes nombreux conseils et tes inépuisables ressources qui m'ont toujours aidés. Cette thèse a demandé un travail technique énorme qui n'aurait été possible sans l'aide de l'équipe de calcul scientifique de l'IUEM que je remercie et particulièrement Camille Mazoyer-Kervazo. Camille, ta rigueur et ta motivation m'ont été d'une aide précieuse. Ces nombreuses heures de "codages" et de "débugages", qui peuvent rendre fou, auront toujours été agréables à tes côtés. En souvenir de ces bons moments, je continue à vérifier si les enfants s'envolent par des vents de force 12 sur l'échelle de Beaufort.

Je voudrais également exprimer ma profonde gratitude envers Emanuele Di Lorenzo (de la Georgia Tech. Atlanta) et Vincent Combes, son doctorant, pour m'avoir invitée à participer à leur projet. Thank you guys for your confidence and your energy! Vincent, merci pour ces innombrables heures de discussion sur skype (et merci skype!), tu m'as beaucoup appris et tu as beaucoup donné tant professionnellement qu'amicalement. A bientôt sur la US West Coast.

Cette thèse a été marquée par un séjour de trois mois et demi aux Etats-Unis qui a été possible grâce aux collaborations de Pascal. J'ai en effet eu la chance de travailler à la Scripps Institution of Oceanography de l'Université de Californie, San Diego, au côté de Peter Franks, au sein du laboratoire Integrative Oceanography Division. Thank you Peter! Thank you for your welcome, your kindness, your advices and for having shared your bottomless suggestion box. You are welcome to l'Ile d'Yeu! Thanks to all the lab for your welcome. It has been three months of intensive work and good surf. Merci Pascal et l'UEB de m'avoir permis de découvrir la Californie, son soleil et ses vagues.

Vous avez été nombreux à collaborer de près ou de loin à ma thèse et très nombreux à me soutenir jusque là, et je tenais à tous vous remercier pour avoir apporté quelques briques à mon édifice.

J'appréhendais le mode de vie à la bretonne avec son crachin et ses étés à 15°C mais rien n'a valu ses imposantes tempêtes et les incroyables amitiés qui se sont formées au cours de cette thèse. Merci à tous d'avoir été présent, à Brest ou ailleurs, pour avoir

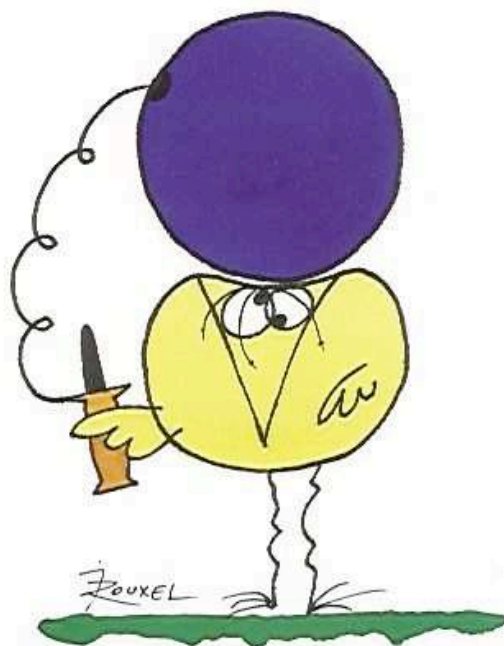
fait de ces trois années une période inoubliable de ma vie. Merci à Marie Czam, toi la première qui aura été là, la première à être partie, et la première à être revenue ; à Mannon, mini-breizhou, pour ton amitié, tes conseils, tes blagues (et quelles blagues !) et tant d'autres choses ; à Caro, pour avoir compris et partagé ma folie et les galères de thèse, mais aussi pour nos nombreux co-voiturages entre Siam et l'IUEM à écouter la musique à fond sur la route de la corniche ; à Maud et Valérie pour vos minutes potins en début de parcours ; aux coloc' du meilleur bureau de l'IUEM pour nos légendaires captures de mouches accompagnées de notre appétissant tableau de chasse et l'extraordinaire vue sur la rade avec ses sous-marins : Caro, Mélanie, Charlotte, merci pour toutes ces franches rigolades ; à Gene et Anne-so pour leur écoute, leurs conseils et leur gentillesse ; à la coloc' de Crozon (de Keramprovost à Ker Gros Bisous : Benoît, Jean-Benoît, Anne-Charlotte, Samoumou, Alex, Cindy, Popo, FX et tous les autres) pour votre accueil quasi hebdomadaire qui sentait bon les vacances, mon initiation au surf, vos chouettes booms, votre caisse à déguisement, et enfin, vos œufs à la coque du dimanche matin et vos éternelles spaghettis carbonara du dimanche soir ; à Corinne d'avoir été là à San Diego, pour toutes ces pauses passées ensemble face à l'Océan Pacifique, mais aussi : quel souvenir ce Scripps Day à tes côtés ! Merci à tous les autres : Coco, Jérémy (dit Minou), Yohann (dit Tata), Matthieu (dit MathGon), Céline (dit Poule), Arnaud, Clément, et bien d'autres.

Merci Benoît pour ton soutien sans faille, pour le courage et la patience que tu as démontrés (et il en a fallu...), mais aussi pour ton euphorie et ton éternelle joie de vivre. Merci d'avoir partagé cette pomme quotidiennement.

Merci à mes parents, mon frère, au p'tit nouveau de la famille, Sébastien, Mamy, Babcia et Dziadiu, et toute le reste de la famille. Enfin, une dernière pensée à mon grand père, Pépé, avec qui j'aurais voulu plus partager au coin d'un rocher.



## Les devises Shadok



EN ESSAYANT CONTINUUELLEMENT  
ON FINIT PAR RÉUSSIR. DONC:  
PLUS ÇA RATE, PLUS ON A  
DE CHANCES QUE ÇA MARCHE.





# Table des matières

<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>19</b>
1.1	Contexte général . . . . .	19
1.2	Présentation de la zone d'étude . . . . .	23
1.2.1	Le Système du Courant de Californie . . . . .	23
1.2.1.1	Généralités . . . . .	23
1.2.1.2	Structuration spatiale du CCS . . . . .	25
1.2.1.2.1	Gradient latitudinal . . . . .	26
1.2.1.2.2	Gradient longitudinal . . . . .	26
1.2.2	Variabilité du système . . . . .	28
1.2.2.1	Variabilité à haute fréquence . . . . .	28
1.2.2.2	Variabilité à basse fréquence . . . . .	31
1.3	Problématique de la thèse . . . . .	34
<b>2</b>	<b>Matériels et Méthodes</b>	<b>39</b>
2.1	Le modèle hydrodynamique . . . . .	39
2.1.1	Choix du modèle . . . . .	39
2.1.2	Présentation du modèle . . . . .	40
2.1.2.1	Présentation générale et équations . . . . .	40
2.1.2.2	Paramétrisation des effets sous-maille . . . . .	42
2.1.2.3	Type de coordonnées, discrétisation spatio-temporelle et schéma numérique . . . . .	43
2.1.2.4	Conditions aux frontières . . . . .	44
2.1.2.5	Multiplicité des codes sources de ROMS . . . . .	45

2.1.3	Choix des grilles, des conditions initiales et des conditions aux limites (en surface et aux frontières) . . . . .	45
2.2	Le modèle de traceurs passifs . . . . .	45
2.3	Le modèle d'écosystème . . . . .	47
2.3.1	Choix du modèle . . . . .	47
2.3.2	Présentation, formulation du modèle et choix des paramètres . . .	48
2.3.2.1	La croissance du phytoplancton . . . . .	52
2.3.2.2	Le f-ratio . . . . .	53
2.3.2.3	Le broutage du zooplancton . . . . .	54
2.3.2.4	La mortalité naturelle . . . . .	55
2.3.2.5	L'excrétion et l'égestion . . . . .	55
2.3.2.6	La nitrification et la décomposition . . . . .	55
2.3.2.7	La sédimentation . . . . .	56
2.3.2.8	Les équations du cycle du silicium . . . . .	56
<b>3</b>	<b>Variabilité du transport dans le Système du Courant de Californie :</b>	
	<b>Expérience de traceurs passifs</b>	<b>61</b>
3.1	Introduction . . . . .	61
3.2	Configuration du modèle ROMS version Rutgers . . . . .	62
3.3	Article 1 : Cross-shore transport variability in the California Current :	
	Ekman upwelling vs. eddy dynamics . . . . .	66
3.3.1	Introduction . . . . .	67
3.3.2	Model and Tracer experiment setup . . . . .	68
3.3.3	Mean and Seasonal Cycle . . . . .	72
3.3.4	Interannual variability of upwelling and eddy cross-shelf transport	74
3.3.5	The poleward undercurrent . . . . .	82
3.3.6	Summary and conclusions . . . . .	85
3.4	Conclusion . . . . .	86
<b>4</b>	<b>Variabilité saisonnière des vents d'upwelling en relation avec le signal</b>	
	<b>NPGO de grande échelle</b>	<b>91</b>
4.1	Introduction . . . . .	91

4.2	Article 2 : North Pacific Gyre Oscillation modulates seasonal timing and ecosystem functioning in the California Current upwelling system . . . . .	93
4.2.1	Introduction . . . . .	94
4.2.2	Variability of alongshore winds patterns . . . . .	95
4.2.3	Seasonal variability of the Upwelling . . . . .	97
4.2.4	Impact on the ecosystem . . . . .	100
4.2.5	Conclusion . . . . .	103
4.3	Conclusion . . . . .	106

## 5 Réponse saisonnière et structuration de l'écosystème du Courant de Californie au forçage de grande échelle NPGO 111

5.1	Introduction . . . . .	111
5.2	Configuration du modèle ROMS AGRIF, conditions limites et set d'expériences . . . . .	112
5.3	Construction des climatologies des phases positives et négatives du signal NPGO . . . . .	117
5.4	Article 3 : California coastal upwelling onset variability : cross-shore and bottom-up propagation in the planktonic ecosystem . . . . .	120
5.4.1	Introduction . . . . .	120
5.4.2	Material and methods . . . . .	122
5.4.2.1	Model description . . . . .	122
5.4.2.1.1	Physical Model . . . . .	122
5.4.2.1.2	Ecological Model . . . . .	123
5.4.2.2	Set of simulations . . . . .	125
5.4.3	Model Evaluation . . . . .	126
5.4.4	Ecosystem response to differential onset of upwelling . . . . .	129
5.4.5	Cross-shore difference of biological tracers budget . . . . .	134
5.4.5.1	Seasonal biological budgets . . . . .	134
5.4.5.2	Annual mean biological budgets . . . . .	136
5.4.6	Characterization of the cross-shore transport . . . . .	139
5.4.7	Discussion . . . . .	141
5.5	Conclusion . . . . .	144

<b>6 Conclusion Générale</b>	<b>149</b>
6.1 Synthèse des résultats et Discussion . . . . .	149
6.2 Limites . . . . .	152
6.3 Perspectives . . . . .	154
<b>Bibliographie</b>	<b>161</b>





---

# Chapitre 1

## Introduction

### 1.1 Contexte général

Les recherches sur le climat et le changement global montrent clairement que non seulement les régimes de circulation atmosphérique et océanique sont altérés [IPCC, 2007], mais également la biosphère (*p. ex.* Harley *et al.* [2006], Drinkwater *et al.* [2009]). Dans le contexte actuel caractérisé par des changements rapides de l'environnement, l'un des enjeux majeurs de l'océanographie est de comprendre comment les biotopes, c'est-à-dire l'ensemble des éléments physico-chimiques, sont altérés, mais aussi comment la biocénose et donc l'ensemble des êtres vivants répondent aux variations de leur environnement.

Les approches classiques de l'océanographie biologique ont adopté deux points de vue complémentaires qui semblaient suffisants pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes : la biologie des organismes [Portner *et al.*, 2004 ; Riebesell, 2004] et le fonctionnement des cycles biogéochimiques [Orr *et al.*, 2005]. Néanmoins, le concept d'écosystème, impliquant les communautés d'êtres vivants en relation avec leur environnement, est fortement lié à la notion d'interaction avec les facteurs biotiques (relation du vivant sur le vivant) et abiotiques (relation du non-vivant sur le vivant). Le point de vue de l'écologie marine, qui traite de la distribution et de la dynamique spatio-temporelle d'un ensemble d'individus en interaction dans un environnement physico-chimique changeant, permet de faire le lien entre la biologie des organismes, les cycles biogéochimiques et la physique du milieu.



Le maillon trophique clé qui intervient dans la compréhension de l'interaction entre ces composantes est le phytoplancton qui supporte la vie des océans et qui contribue à environ 40% de la production biologique de la planète [Falkowski, 1994]. Cette production primaire ne peut se faire qu'en présence de lumière et de nutriments, importés des couches profondes vers les couches de surface éclairées. Ces mécanismes traduisent les interactions physique-biogéochimie-biologie et interviennent à plusieurs échelles de temps et d'espace. A l'échelle globale et pour des échelles de temps dépassant l'année, le transport de nutriments est contrôlé par la circulation thermohaline, induite par des gradients horizontaux de densité dictés par la température et la salinité de l'eau de mer, et peut varier en fonction des forçages atmosphériques. A l'échelle saisonnière, l'apport de nutriments est contrôlé aux moyennes et hautes latitudes par les variations de profondeur de la couche mélangée (MLD pour Mixed Layer Depth) dépendantes notamment de la force des vents via le mélange vertical turbulent. Dans ces régions, la MLD est critique pour l'efflorescence printanière [Steele et Henderson, 1993]. En effet, une MLD trop profonde entraîne les organismes phytoplanctoniques en dessous de la zone euphotique où leur croissance est inhibée en réponse au manque de lumière. Au contraire, une MLD trop en surface se retrouve au dessus de la nutricline limitant de ce fait l'apport de nutriments dans la couche éclairée et donc la photosynthèse. A des échelles de temps et d'espace plus courtes, à méso- et sous-méso-échelle, l'apport de nutriments vers la surface est fonction de l'advection verticale et horizontale, fortement contrôlée par l'activité tourbillonnaire et filamentaire et la formation de fronts.

Chacun de ces processus contribue de manière non négligeable à la production des niveaux trophiques les plus bas, mais influence aussi les transferts trophiques et par conséquent la structuration des écosystèmes [Batchelder et Kashiwai, 2007]. Un exemple bien connu à grande échelle est la définition des provinces biogéographiques proposée par Longhurst [Longhurst, 1995 ; Longhurst, 1998 ; Longhurst, 2006]. Elle repose sur le rôle dominant des forçages physiques comme régulateurs de la distribution du phytoplancton, et a permis l'identification d'une dizaine de domaines dans chaque bassin océanique. A une échelle plus fine, Landry [1977] a su mettre en évidence une relation entre le degré de complexité de la structure du réseau trophique et les caractéristiques physico-chimiques du système (degré de turbulence et concentration en nutriments) (*figure 1.1*). Cette figure

illustre le fait que la richesse relative de l'environnement, et donc la complexité du réseau trophique, est une variable importante dans la détermination de la longueur de la voie trophique. Dans le cas d'un environnement riche en nutriments et avec une forte turbulence, typiquement les régions d'upwelling côtier, la croissance des gros organismes phytoplanctoniques tels que les diatomées est favorisée ; ces diatomées sont consommées plus efficacement par les gros herbivores que par de petites espèces. Au contraire, dans les régions pauvres en nutriments et où l'activité turbulente est faible, caractéristique de l'océan ouvert oligotrophe, la boucle microbienne soutient le développement de petits organismes phytoplanctoniques grâce à une forte activité de régénération des éléments essentiels à la croissance. Ceci illustre la complexité du couplage fortement non-linéaire entre la biologie et la physique.

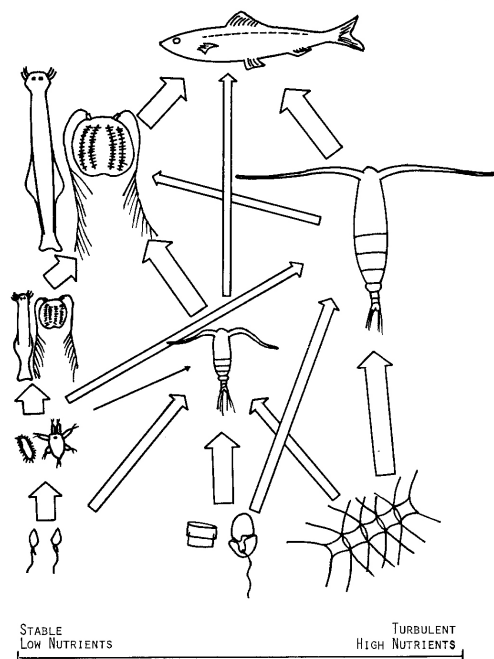


FIGURE 1.1 – Organisation trophique des écosystèmes pélagiques. Les principales voies trophiques par lesquelles la matière et l'énergie sont véhiculées dans le système sont représentées par des différences qualitatives de la largeur des flèches. Les organismes représentés ont été choisis pour caractériser le plus simplement possible les types reconnaissables [Landry, 1977].

## INTRODUCTION

De manière générale, les mécanismes physiques impliqués dans le changement global et influençant les mécanismes biologiques et écologiques (croissance, production, interaction, dispersion ... ) sont variés et souvent reliés les uns aux autres comme le synthétisent *Francis et al.* [1998] dans leur schéma (*figure 1.2*).

Cette thèse s'intéresse à ce type d'interactions physique-biologie à l'échelle régionale et se focalise sur le système complexe de l'upwelling de Californie, avec une dynamique caractérisée par une haute variabilité à de multiples échelles temporelles et spatiales [*Hickey, 1998*].

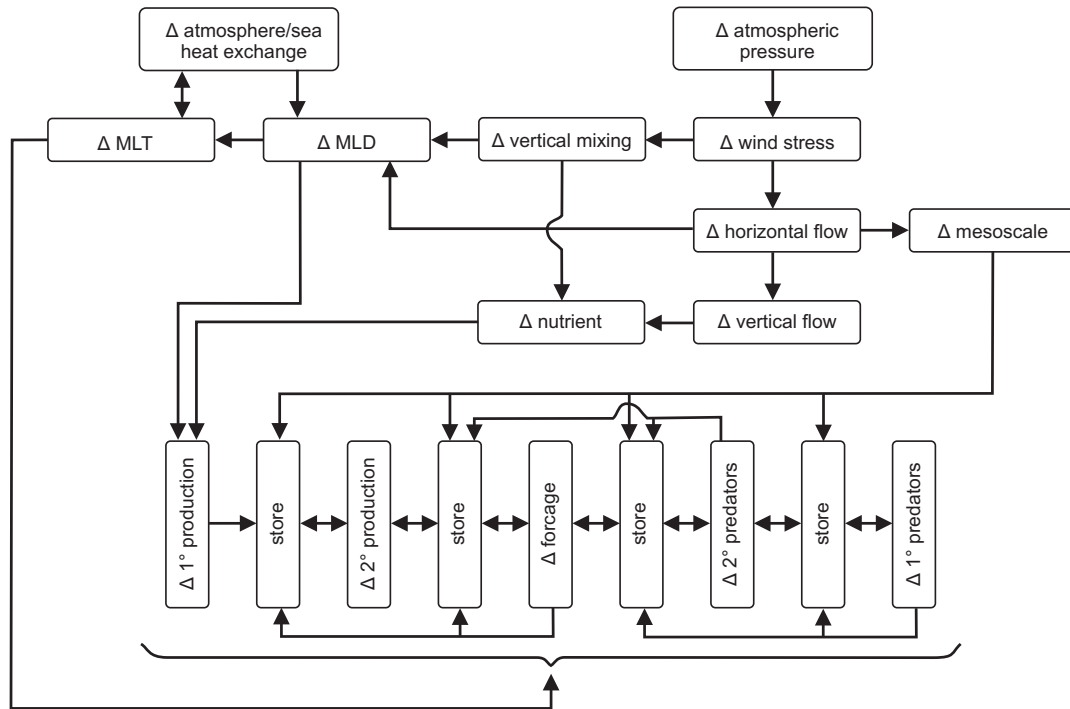


FIGURE 1.2 – Représentation synthétique des interactions entre les différents mécanismes physiques et biologiques impliqués dans le changement global. Le signe  $\Delta$  représente une variation de quantité, MLD pour Mixed Layer Depth et MLT pour Mixed Layer Temperature [*Francis et al., 1998*].

## 1.2 Présentation de la zone d'étude

### 1.2.1 Le Système du Courant de Californie

#### 1.2.1.1 Généralités

Le système du Courant de Californie (CCS), situé sur la façade ouest des États-Unis, est l'un des quatre grands systèmes de bord est connus pour leur forte production biologique, en phytoplancton et en poisson. Ces systèmes sont caractérisés par une zone d'upwelling côtier, système de remontée d'eau profonde, froide et riche en nutriments, vers les couches de surface, sous l'effet des vents saisonniers parallèles à la côte et dirigés vers l'Équateur. Par l'action de la force de Coriolis sur les mouvements océaniques, les masses d'eau en surface sont entraînées vers le large et, par conservation de la masse, les eaux plus profondes remontent en surface (*figure 1.3*). Typiquement, l'intensité de ces vents (dit d'upwellings) augmente de la côte vers le large jusqu'à un maximum vers 50 à 200 km de la côte avant d'atteindre un plateau ou bien de diminuer plus au large [Chavez et Messié, 2009]. Ce gradient côte-large de vents parallèles à la côte crée un rotationnel de vent qui permet localement une amplification des remontées d'eaux en surface par le mécanisme de pompage d'Ekman (*figure 1.3*) et donc un enrichissement des eaux de surface. Récemment, Rykacwski et Checkley [2008] ont montré l'importance de ce processus de résurgence sur la structuration et la productivité de l'écosystème du CCS. Un troisième processus affecte les vitesses verticales des régions d'upwelling : le gradient de pression parallèle à la côte associé à des vitesses géostrophiques perpendiculaire à la côte. Lorsque ces vitesses sont dirigées vers la côte (le plus souvent), elles créent une convergence côtière et donc un downwelling. Il s'agit d'un processus limitant de l'upwelling [Marchesiello et Estrade, 2010].

Dans les systèmes d'upwelling côtiers, les conditions en surface sont telles qu'elles permettent de fortes production et productivité biologique côtières, et soutiennent de ce fait une activité de pêche fructueuse. Ces systèmes sont connus également pour leur forte activité tourbillonnaire et filamentaire contraignant l'activité biologique (aspect détaillé dans la partie 1.2.2.1). Enfin, les zones d'upwelling sont fortement sensibles aux variations de l'environnement (vents, flux de chaleur, courants), tant du point de vue de leur dynamique que des écosystèmes liés. Les ressources halieutiques se trouvent fortement

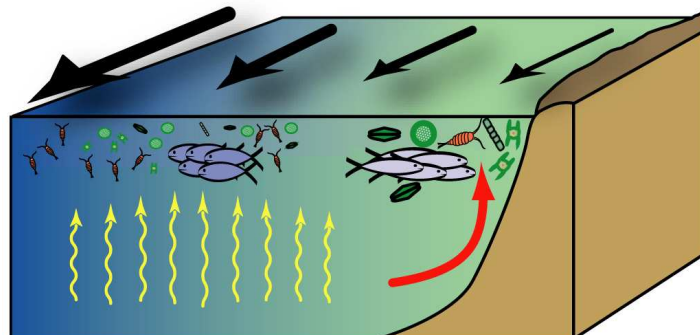


FIGURE 1.3 – Représentation schématique du mécanisme de remontée d'eau côtière. Les vents parallèles à la côte et dirigés vers l'Équateur (flèches noires) déplacent les masses d'eau superficielles vers le large. Par effet de compensation, des masses d'eau profondes remontent au niveau de la côte (flèches rouges). Le gradient côte-large de vents parallèles à la côte crée un rotationnel de vent qui permet localement des remontées d'eau par le mécanisme de pompage d'Ekman (flèches jaunes) [Rykaczewski et Checkley, 2008].

altérées par ces variations qui vont par conséquent affecter l'activité économique des pays limitrophes. Comprendre les mécanismes qui contrôlent la productivité des upwellings de bord Est est donc un enjeu crucial pour plusieurs disciplines.

Le CCS est le système d'upwelling le plus observé au monde. En effet, les années 1940 ont été marquées par l'effondrement du stock de sardines. Ce constat a interpellé la communauté scientifique de la Scripps Institution of Oceanography (San Diego, CA) qui a entrepris le programme CalCOFI (California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations) d'échantillonnage des propriétés physiques et biogéochimiques de la région, sur une grille recouvrant une centaine de stations (30-37 ° N ; 117-124 ° E) (*figure 1.4 a*). Cette grille a été et est encore échantillonnée en moyenne 4 fois par an et aujourd'hui une longue série temporelle d'environ 60 ans est disponible. L'effort d'échantillonnage du CCS a été complété au nord et au sud par d'autres campagnes (*figure 1.4 a*) permettant une vision plus large des mécanismes contrôlant la dynamique océanique du CCS et la productivité de son écosystème à l'échelle régionale.

Le CCS est traversé par différents courants caractéristiques (*figure 1.4 b*) tels que le Courant de Californie (CC), composante de la gyre Nord Pacifique, et prenant sa source au niveau du Courant Nord Pacifique (NPC). Le CC continue son trajet vers le sud sur

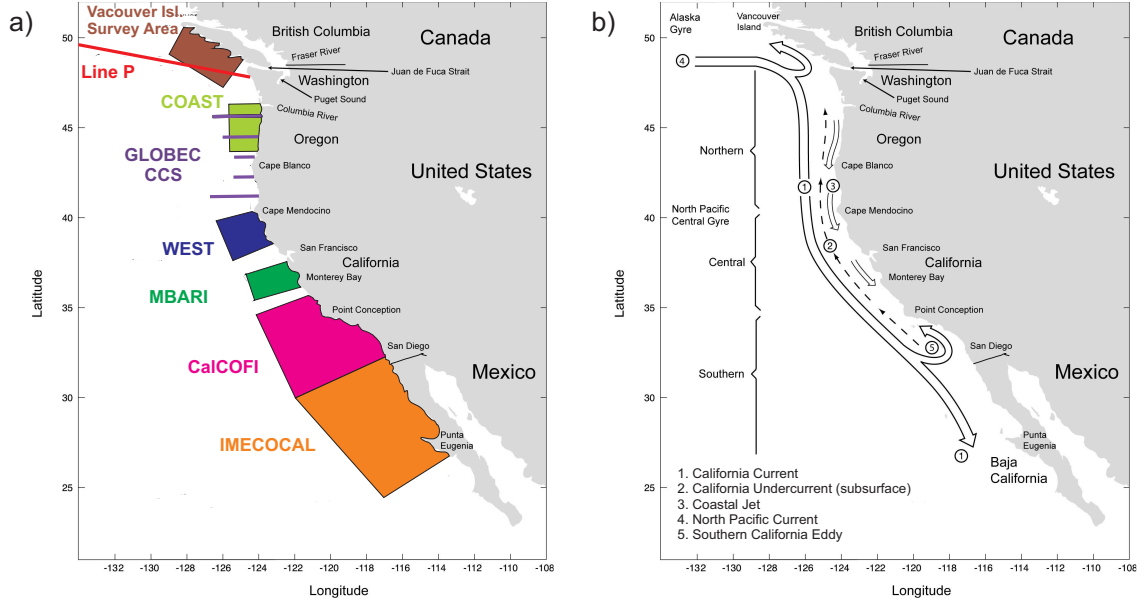


FIGURE 1.4 – (a) Représentation des différentes campagnes d'échantillonnage autour du CCS. Modifié d'après Batchelder et Powel [2002]. (b) Carte représentant les principaux courants de la côte nord-ouest américaine [Checkley et Barth, 2009].

une bande d'environ 1000 km depuis la côte, et est présent dans les 500 premiers mètres de la colonne d'eau. Le Sous-Courant de Californie (California Under-Current, CUC) est lui dirigé vers le nord entre 100 et 300 mètres de profondeur au dessus de la pente continentale [Hickey, 1979, 1998]. Un jet côtier dirigé vers le sud et de 50 à 75 km de large se développe près de la côte [Huyer, 1998]. Dans la région du sud, l'action conjuguée du rotationnel du vent et de la déflexion du CUC permet la formation d'un vortex (Southern California Eddy) [Di Lorenzo, 2003]. Cette structure tourbillonnaire quasi permanente se développe dans le sens cyclonique et emprisonne une grande partie des eaux de la baie du sud du CCS.

### 1.2.1.2 Structuration spatiale du CCS

Spatialement, le CCS présente une forte hétérogénéité des processus physiques et biologiques [Strub et al., 1990 ; Mendelssohn et al., 2003] laissant émerger de forts gradients qui peuvent être décrits comme des écotones [Mc Gowan, 1974, 1977], c'est-à-dire des zones de transition entre deux écosystèmes en réponse aux variations des propriétés physiques du milieu [Clarke, 1954].

#### 1.2.1.2.1 Gradient latitudinal

Le CCS est fortement influencé par la saisonnalité des vents parallèles à la côte. La variabilité saisonnière de l'intensité et de la direction des vents dépend fortement de la latitude [Huyer, 1983]. On distingue ainsi 3 régimes de vents différents selon les régions Sud, Centrale et Nord du CCS (*figure 1.4 b*). Les vents de la région du Sud (SCCS), au sud de Point Conception ( $34.4^{\circ}$  N), sont toute l'année dirigés vers l'Equateur et donc favorables à un upwelling. Au centre (CCCS), entre Point Conception ( $34.4^{\circ}$  N) et Cape Mendocino ( $40.4^{\circ}$  N), deux périodes se distinguent : en hiver, les vents sont dirigés vers le Nord ce qui conduit au phénomène de downwelling (plongée des eaux de surface vers le fond), et à partir du printemps les vents deviennent favorables à l'upwelling. Dans la région du Nord (NCCS), les vents de downwelling durent plus longtemps que dans la région centrale et la saison d'upwelling arrive plus tard que dans le reste du CCS.

Ce gradient latitudinal des conditions physiques du CCS conduit à une diversification des habitats et entraîne une distribution hétérogène des espèces planctoniques, dite en patches, le long de la côte californienne. La localisation de ces patches peut varier d'une année sur l'autre. Cette variabilité spatiale peut être reliée au transport des masses d'eau entre le nord et le sud [Bernal, 1981 ; Mc Gowan *et al.*, 1996]. Ainsi, les espèces présentes dans le système peuvent avoir différentes origines. On retrouve des espèces d'eaux froides qui proviennent du nord, des espèces d'eaux chaudes du sud et des espèces du centre de la gyre Nord Pacifique. Toutes ces espèces peuvent alors se mélanger dans la partie centrale du CCS [Mc Gowan *et al.*, 1996].

#### 1.2.1.2.2 Gradient longitudinal

De la côte vers le large, on peut distinguer trois régions : (1) la zone d'upwelling à la côte, (2) la région intermédiaire, dite zone de transition côtière (ou CTZ pour coastal transition zone), présentant une forte activité tourbillonnaire et filamentaire, et (3) une zone au large, dite offshore. En terme de biologie, ce gradient côte-large des facteurs environnementaux fait émerger deux régimes au sein desquels la concentration de chlorophylle en surface est influencée par des processus physiques différents [Hayward *et Venrick*, 1998] : le régime côtier et le régime du large (*figure 1.5*). Ces régimes diffèrent d'une part par

les processus physiques d'enrichissement des eaux de surface, et d'autre part sur plusieurs aspects de la structure et du fonctionnement de l'écosystème : la concentration et la distribution verticale de la chlorophylle *a* et des nutriments ainsi que les cycles saisonniers de production biologique. Qualitativement, ils représentent des environnements différents pour les organismes y résidant, et engendrent des différences au sein de l'écosystème notamment en terme d'assemblages planctoniques. A la côte, la remontée de nutriments à la surface permet la croissance de gros organismes et l'augmentation de la concentration en chlorophylle. Les espèces côtières sont très largement représentées par des espèces phytoplanctoniques de type diatomées [Venrick, 1998 ; Kudela *et al.*, 2008], un résultat du fort enrichissement local, ainsi que par des espèces zooplanctoniques du type copépode. Au large, les conditions sont oligotrophes, proches de celles du centre Pacifique [Venrick, 2002 ; Bernal, 1981], avec de petits organismes dont la croissance est souvent limitée par la concentration en nutriments. La plupart des espèces du large sont caractéristiques du Pacifique central [Venrick, 2002], comme les diatomées (*p. ex.* *Chaetoceros* spp.), les dinoflagellés (*p. ex.* *Ceratium* spp.) et les coccolithophoridés (*p. ex.* *Emiliania huxleyi*). Le zooplancton est lui représenté par les taxons omniprésents que sont les copépodes, particulièrement *Calanus* spp. (*p. ex.* *Rebstock* [2001]), mais également par les euphosiacées (*p. ex.* *Brinton et al.* [2003]) et les tuniciers pélagiques tels que les salpes et les doliolés (*p. ex.* *Lavaniegos et al.* [2003 ; 2007]). Les conditions environnementales étant différentes, les espèces endémiques de zooplancton des régions de la côte et du large diffèrent également par leurs adaptations morphologiques et leurs traits d'histoire de vie (détails dans Mackas *et al.* [2005]). Par exemple, les espèces de copépodes du large sont plus carnivores/omnivores (tirant profit du micro-zooplancton), alors que les espèces de la côte se nourrissent exclusivement de phytoplancton.

Dans la partie côtière du CCS, la faible diversité se traduit par un réseau trophique court, avec une biomasse de gros organismes phytoplanctoniques et macro-zooplanctoniques élevée. Dans la région du large, la forte diversité d'organismes se traduit par un réseau trophique plus long et plus complexe caractérisé par du petit phytoplancton et la présence conjointe de micro-zooplancton et de macro-zooplancton, pour une quantité faible de biomasse. La frontière entre le large et la côte ne peut être définie avec précision puisqu'elle est fortement liée à la variabilité du transport dans la direction côte-large qui affecte la distribution des espèces phytoplanctoniques autochtones et allochtones [Venrick, 2002].



Ce transport côte-large a deux origines. La première est liée au transport des eaux de surface (0-40m) par le transport d'Ekman, induit par les vents d'upwelling, dont les vitesses associées sont de l'ordre de quelques cm/s. La seconde est liée à l'activité tourbillonnaire de méso et sous-méso-échelle [Lynn *et al.*, 1987].

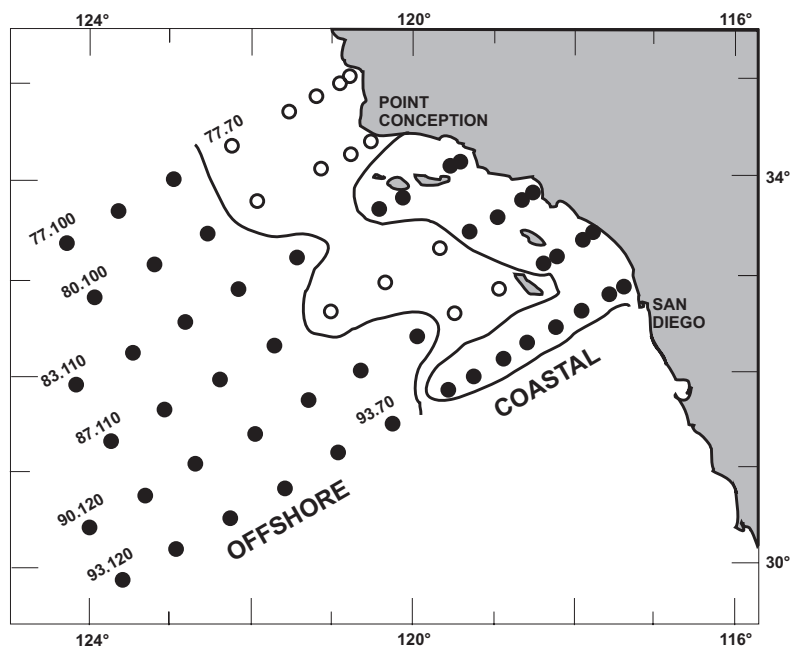


FIGURE 1.5 – Régimes définis par les différents processus physiques et conduisant à une différence de concentration de chlorophylle en surface : le régime côtier et le régime du large. Les points représentent la grille récente des stations d'échantillonnage de CalCOFI. Modifié d'après Hayward et Venrick [1998].

## 1.2.2 Variabilité du système

Les nombreuses études sur le CCS montrent clairement que ce système présente deux types de variabilité marqués, l'un à moyenne échelle (variabilité à haute fréquence inhérente à l'activité tourbillonnaire et filamentaire) et l'autre à grande échelle (variabilité pluriannuelle), qui sont décrits en détail dans cette section.

### 1.2.2.1 Variabilité à haute fréquence

Les dynamiques de méso- et sous-méso-échelle ont largement été étudiées ces 20 dernières années à la lumière de leur impact sur la biogéochimie. En effet, les observations

de chlorophylle *a* de surface acquises par satellite indiquent de fortes concentrations en phytoplancton au niveau des structures de méso- et sous-méso-échelle telles que les tourbillons et les filaments (exemple en **figure 1.6**). Ces patchs de phytoplancton peuvent être expliqués par des processus induits par le transport horizontal [Abraham 1998] et par l'injection de nutriments dans la couche de surface éclairée grâce à l'advection verticale [Mc Gillicuddy *et al.*, 1995; Oschlies *et al.*, 1998; Lee *et al.*, 2000; Levy *et al.*, 2000; Mahadevan *et al.*, 2000; Spall *et al.*, 2000; Levy *et al.*, 2001; Martin *et al.*, 2002; Perruche *et al.*, 2012]. Cette dynamique affecte également la distribution des organismes zooplanctoniques, puisqu'elle favorise la formation de patchs dans les communautés de phytoplancton, les prédateurs pouvant ainsi augmenter leur disponibilité en nourriture par une recherche intense de zones suffisamment riches en proies [Chavez *et al.*, 2009; Denman *et al.*, 1995]. Ainsi, la structure du réseau trophique et les interactions biologiques (prédation, compétition) peuvent être fortement influencées par le type de dynamique du milieu. Un certain nombre d'études se sont intéressées au rôle de cette dynamique dans la structuration des écosystèmes planctoniques, principalement à l'aide de modèles numériques (*p. ex.* Martin *et al.* [2001], Rivière *et al.* [2006], Lima *et al.* [2002]). Toutefois, les processus impliqués restent encore mal compris puisque le couplage entre la dynamique et l'activité biologique est fortement non-linéaire à méso-échelle et sous méso-échelle et peut expliquer les grandes variations observées dans les distributions de traceurs biogéochimiques [Garçon *et al.*, 2001].

Au sein du CCS, les images satellitales de température ou de chlorophylle *a* de surface font apparaître de nombreuses structures de fine échelle en interaction (**figure 1.6**). Ces structures caractérisent la dynamique tourbillonnaire, qualifiée de méso-échelle (dizaine de kilomètres), et la dynamique filamentaire, relevant de la sous-méso-échelle (quelques kilomètres). Elles présentent une variabilité "haute fréquence", c'est-à-dire que ces structures évoluent sur des échelles de quelques jours à quelques mois. Cette variabilité à haute fréquence du CCS est qualifiée d'intrinsèque puisqu'elle est générée par le système lui-même. En effet, les courants le long de la côte, également appelés les courants de bord, sont caractérisés par une remontée des surfaces isopycnales vers la côte, en partie gérée par l'upwelling côtier, générant ainsi des instabilités de type barocline [Chereskin *et al.*, 2000, Marchesiello *et al.*, 2003] et favorisant la présence de nombreux méandres autour

de ces courants.

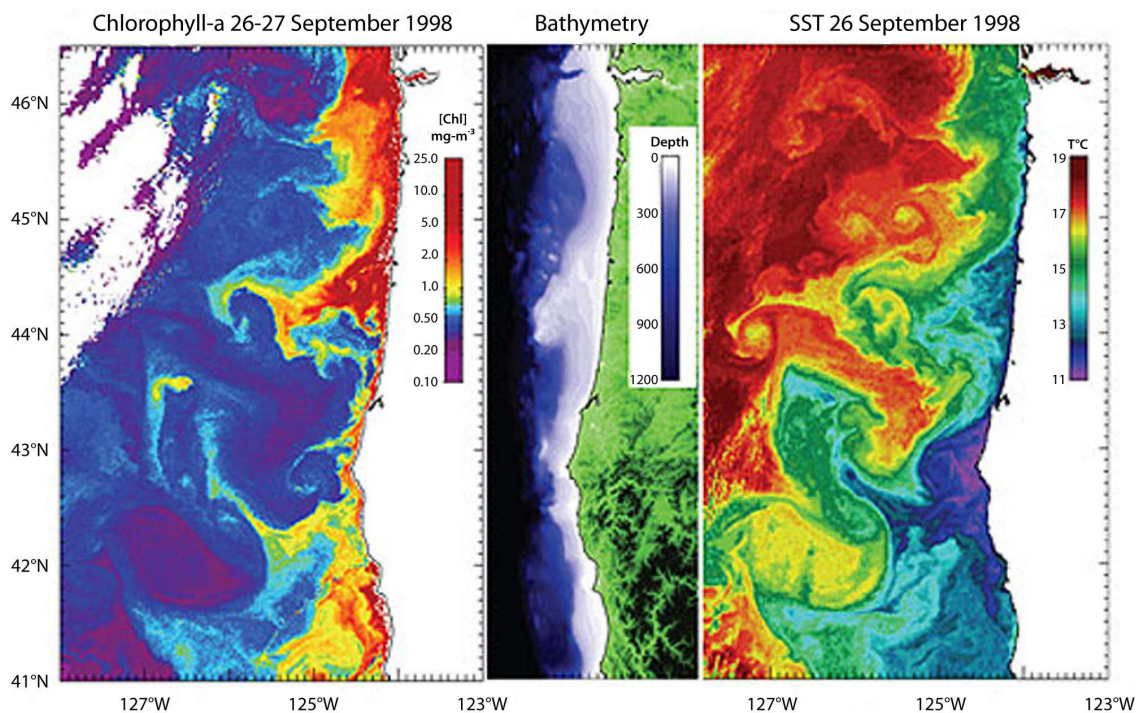


FIGURE 1.6 – De gauche à droite : concentration en chlorophylle de surface, bathymétrie et température de surface en automne 1998, face à l’Oregon. Image : Ted Strub

Cette forte activité à méso-échelle associée aux tourbillons et aux méandres du jet côtier du CCS a été bien caractérisée (*p. ex.* Chereskin et al [2000] ; Marchesiello et al [2003]). Les tourbillons sont fréquents dans certaines régions du CCS (entre la région du large et la région côtière, autour du jet). Ils peuvent persister plusieurs mois et se propager vers le large, à au moins 400 km de la côte. L’activité à méso-échelle devient plus importante au printemps lorsque le jet s’intensifie, avant de diffuser vers le large en automne [Strub et al., 2000]. Cette activité à méso-échelle est connue pour affecter la production biologique du CCS [Legaard et al., 2006 ; Henson et al., 2007 ; Keister et al., 2008 ; Checkley et Barth, 2009] soit par l’apport de nutriments, soit par la redistribution horizontale des différentes composantes de l’écosystème [Hayward et al, 1990 ; Chavez et al., 1991, Chavez et Messié, 2009]. En effet, la redistribution des nutriments disponibles pour la production peut être affectée avec un impact sur la rétention d’espèces dans des habitats côtiers critiques,

favorisant la formation d'aires localisées de production au large [Legaard *et al.*, 2006]. Inversement, les espèces océaniques peuvent être redistribuées à la côte [Mackas *et Coyle*, 2005]. Enfin, la formation de "points chauds" (hot spots) locaux d'activité des hauts niveaux trophiques [Palacios *et al.*, 2006] peut être favorisée par l'augmentation locale de la concentration en zooplancton (forte corrélation entre la distribution du zooplancton et les structures physiques de méso-échelle [Huntley *et al.*, 1995]). Ainsi, les tourbillons et les filaments peuvent transporter de grandes quantités d'eau et influencent de ce fait la production biologique [Chereskin *et al.*, 2000 ; Marchesiello *et al.*, 2003 ; Keister *et al.*, 2008] et l'efficacité des transferts trophiques [Cushing, 1969]. Plus récemment, Gruber *et al.* [2011] ont suggéré que les tourbillons des régions d'upwelling ont un rôle d'export vertical, réduisant la quantité de nutriments en surface et donc la production primaire. On sait aussi que cette activité de méso-échelle est affectée par la variabilité du climat à grande échelle qui peut modifier les caractéristiques des courants moyens (stabilité, stratification...) [Di Lorenzo *et al.*, 2005 ; Keister *et al.*, 2008], comme schématisé dans la **figure 1.2**. Ce type de mécanisme est susceptible de modifier profondément la distribution et la présence de certaines espèces planctoniques du CCS [Mc Gowan *et al.*, 1996], voire leur présence. Cependant, la réponse biologique à la variabilité de méso-échelle est encore mal connue, et plus particulièrement la réponse du zooplancton qui est contrainte par la disponibilité en nourriture (contrôle bottom-up), par la prédation (contrôle top-down) et globalement par les variations de son environnement.

#### 1.2.2.2 Variabilité à basse fréquence

Deux grands modes climatiques dominant au niveau du bassin Nord Pacifique : L'Oscillation Décennale Pacifique dite PDO (Pacific Decadal Oscillation) [Mantua *et al.*, 1997] et l'Oscillation de la Gyre Nord Pacifique dite NPGO (North Pacific Gyre Oscillation) [Di Lorenzo *et al.* 2008], plus récemment mise en évidence.

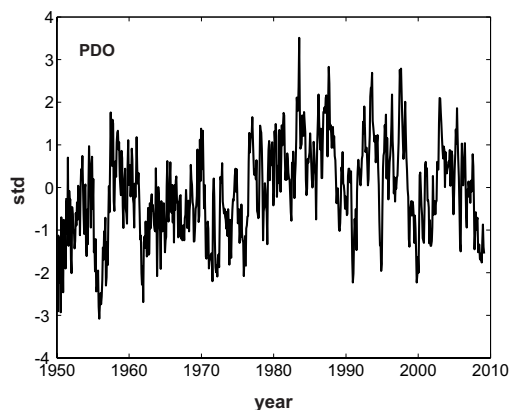
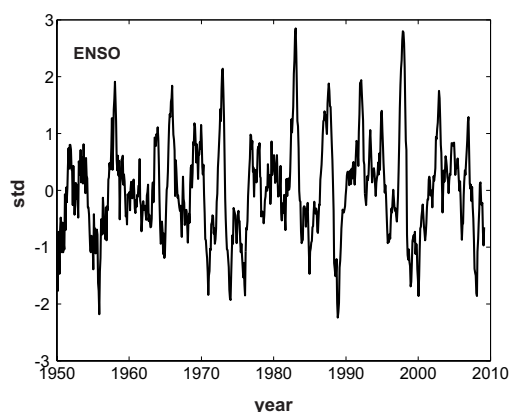
Le mode à basse fréquence PDO est défini comme le principal mode de variabilité de la température de surface de la mer (SST) et est en relation avec des changements de la pression au niveau de la mer et de la distribution des vents. Cet index est décrit par deux phases : une phase froide (index négatif) et une phase chaude (index positif). Durant le 20<sup>ème</sup> siècle chaque phase a duré entre 20 et 30 ans, avec une phase froide approximativement de 1945 à 1977 et une phase chaude de 1977 à 1998 illustrées sur la **figure 1.7**

(période 1950-2009). Le mode PDO est en relation avec le phénomène El Niño Southern Oscillation (ENSO) par les forçages atmosphériques [Alexander *et al.*, 2002]. ENSO est également un mode basse fréquence qui, comme son nom l'indique, est fortement lié aux variations atmosphériques et océaniques de l'hémisphère sud, et qui se propage à la côte par le biais d'ondes de Kelvin (coastally trapped Kelvin waves). Ces ondes de Kelvin côtières, d'une longueur d'onde de l'ordre de quelques centaines de kilomètres, se propagent vers les pôles avec une période de quelques jours à quelques semaines, et sont capables de propager une perturbation originaire des tropiques vers le CCS [Allen, 1980; Brink, 1991]. Les extrêmes significatifs de l'indice ENSO (*figure 1.8*) sont communément appelés événements El Niño (index ENSO positif, phase chaude) ou La Niña (index ENSO négatif, phase froide) et durent entre 6 et 18 mois. Pendant les périodes El Niño, l'advection du sud vers le nord est forte, et la température de l'eau de surface dans le CCS est anormalement élevée et entraîne l'approfondissement de la thermocline (environ 50-100m) et de la pycnocline (Huyer *et Smith*, 1985; Huyer *et al.*, 2002), le niveau de la mer est anormalement élevé et de faibles productions primaire et secondaire sont enregistrées [Hayward *et al.* 1994; Lynn *et al.*, 1998; Bograd *et al.*, 2000]. Ces périodes chaudes peuvent être rapidement suivies par des périodes fraîches dites La Niña [Rebstock, 2001; Chavez *et al.*, 2002a,b; Lynn *et Bograd*, 2002] généralement caractérisées par des tendances opposées [Hayward *et al.*, 1999; Bograd *et al.*, 2000]. Simultanément aux changements de phases de PDO, des changements brusques sont survenus au sein des écosystèmes du CCS (*p. ex.* Hare *et Mantua* [2000]), et plus précisément depuis le niveau des producteurs secondaires tels que le zooplancton [Roemmich *et McGowan*, 1995a,b; Rebstock, 2002; Lavaniegos *et Ohman*, 2007] jusqu'aux organismes à plus longue durée de vie comme les prédateurs de poissons et les oiseaux marins [Mc Gowan *et al.*, 2003]. Au nord du CCS par exemple, d'après les observations de Peterson *et al.* [2003], la biomasse d'espèces zooplanctoniques d'eaux froides, telles que certains copépodes, a été anormalement élevée pendant les phases froides de PDO, et anormalement basse pendant les phases chaudes de PDO (indice positif). Au sud, l'échantillonnage à long terme du projet CalCOFI révèle des changements de dominance au sein des communautés planctoniques, appelés shifts [Lavaniegos *et al.*, 2003], avec des transitions majeures détectées vers 1977 et 1998, c'est-à-dire des périodes de transition d'une phase PDO à l'autre. Néanmoins, les principaux shifts observés au sein de la communauté planctonique du CCS ne sont

pas clairement expliqués par les signaux PDO et ENSO. En particulier, ces signaux ne capturent pas la variabilité de la chlorophylle-*a* et des nutriments en surface.

Le mode climatique NPGO a été récemment mis en évidence par *Di Lorenzo et al.* [2008] (*figure 1.9*) et est un autre index de la variabilité climatique du Nord-Est Pacifique. Il est défini comme le second mode dominant (d'une analyse en fonctions orthogonales empiriques) de la variabilité de l'élévation du niveau de la mer (SSHa). Il est l'expression océanique de l'Oscillation Nord Pacifique atmosphérique (NPO, North Pacific Oscillation), un mode de variabilité de la pression atmosphérique au niveau de la mer [*Walker et al.*, 1932], et est associé aux variations d'intensité de la gyre Nord Pacifique [*Di Lorenzo et al.*, 2008]. La phase positive (négative) de l'indice NPGO est associée à une intensification (un affaiblissement) de la Gyre Nord Pacifique et donc un fort (faible) transport vers le sud dans le CCS. Cet index NPGO est également relié aux remontées d'eaux côtières induites par le phénomène d'upwelling dans le SCCS et le CCCS [*Di Lorenzo et al.*, 2008]. Il explique une part non négligeable de la variabilité à basse fréquence de la salinité, des nutriments et de la chlorophylle *a* dans la couche de surface, dans le domaine CalCOFI [*Di Lorenzo et al.*, 2008, 2009], jusqu'alors décoréllée des signaux PDO et ENSO. Plus récemment, l'étude menée par *Sydeman et Thompson* [2010] a montré que l'indice NPGO est corrélé avec de nombreuses autres variables biologiques des bas et hauts niveaux tropiques telles que la biomasse de copépode ou de larves d'euphasiacées, l'abondance de juvéniles de poissons benthiques, le succès reproducteur et la mortalité de certaines espèces d'oiseaux marins, elles aussi décoréllées des signaux PDO et ENSO. Pour expliquer les relations fortes entre cet indice climatique et autant d'indices biologiques, *Sydeman et Thompson* [2010] suggèrent que le signal NPGO intègre les mécanismes liés à l'upwelling et à la redistribution par le transport, deux facteurs réputés pour fortement influencer la production biologique du CCS [*Mc Gowan et al.*, 2003].

Finalement, les mécanismes clés impliqués dans les bouleversements observés au sein des communautés planctoniques restent encore incompris. Les mécanismes de forçage proposés sont très variés : radiations solaires, variations de température, modifications des courants, changement des régimes des vents et advection vers le large, upwelling, intensification des gyres océaniques. Les réponses biologiques (production planctonique, aires de pontes, prédation ...) peuvent de ce fait être simples - réponse à une variable de forçage

FIGURE 1.7 – Valeurs mensuelles de l'indice *PDO*, 1950-2009.FIGURE 1.8 – Valeurs mensuelles de l'indice *ENSO*, 1950-2009.

- ou complexes - réponses simultanées et non linéaires à plusieurs variables de forçage [Goericke *et al.*, 2005]. Comme expliqué précédemment, l'index NPGO constitue le premier indicateur de l'intensité de l'upwelling, des flux de nutriments et des changements possibles de l'écosystème dans les régions sud et centre du CCS.

### 1.3 Problématique de la thèse

Les phénomènes de petite, moyenne et grande échelles agissent de concert sur la dynamique physique et biogéochimique de la région Nord-Est Pacifique. Les interactions

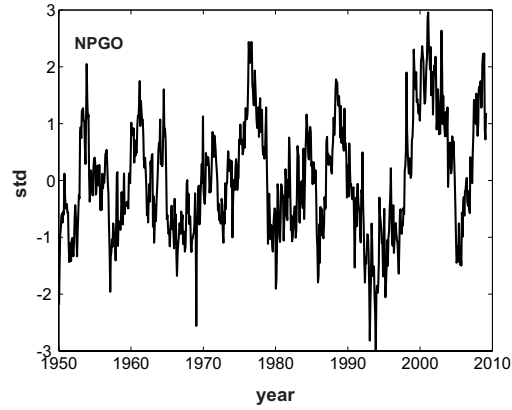


FIGURE 1.9 – Valeurs mensuelles de l'indice NPGO, 1950-2009.

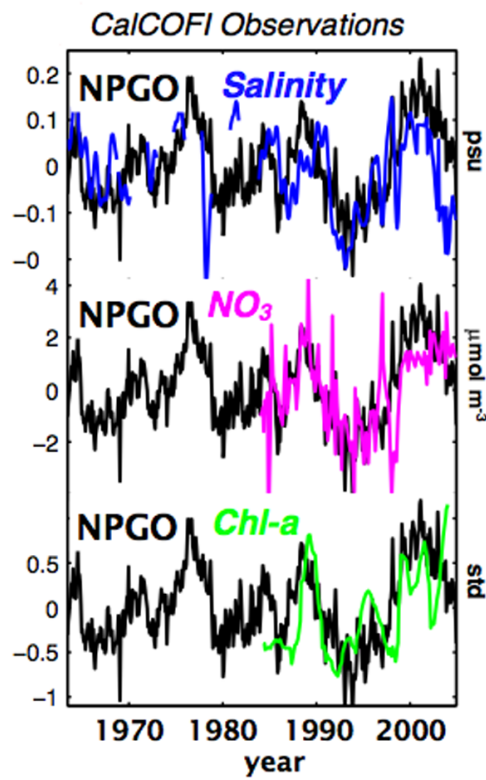


FIGURE 1.10 – Comparaison du signal NPGO avec, de bas en haut, la salinité, la concentration en nitrates ( $\text{NO}_3^-$ ) et la chlorophylle a de surface enregistrées lors des campagnes CalCOFI [Di Lorenzo et al., 2008].



entre ces différents forçages (grande, méso- et sous-méso-échelles) mènent à des réponses de l'écosystème qui sont non-linéaires et qui peuvent se traduire par des changements de régime biologique abrupts, comme les alternances bien connues de dominance entre anchois et sardines qui ont été largement étudiées [Luuch-Belda *et al.*, 1992; Chavez *et al.*, 2003; Checkley *et al.*, 2009]. Toutefois, la question centrale qu'il reste à élucider est la suivante : quels sont les mécanismes mis en jeu dans les changements de structure et de fonctionnement de l'écosystème du Système du Courant de Californie ? Dans ce contexte, le programme américain Long Term Ecological Research (LTER), financé par la National Science Foundation (NSF), a initié les recherches sur l'écosystème du CCS depuis les années 2000 (CCE-LTER) afin d'identifier ces principaux mécanismes et leurs rôles sur l'écosystème. Ce programme se concentre sur quatre axes majeurs : (1) la variabilité du transport parallèle à la côte de différents assemblages d'espèces planctoniques ; (2) le changement du réseau trophique en réponse à une modification de la stratification et de l'apport en nutriments ; (3) les changements du transport côte/large et la rétention/perte d'organismes ; (4) l'altération de la pression de prédation ; (5) le rôle des mécanismes à méso et sous-méso-échelle.

Cette thèse s'inscrit dans ce cadre d'étude et se focalise sur les rôles respectifs de la variabilité climatique (variabilité de grande échelle / basse fréquence) et de la variabilité propre au système (variabilité de méso-échelle / haute fréquence) sur la dynamique et l'écosystème du CCS. Compte tenu des résultats récents sur le signal climatique NPGO mettant en évidence son lien avec la variabilité des quantités biologiques sur les côtes du CCCS et du SCCS, nous nous focalisons sur ce mode de variabilité à grande échelle. En effet, son rôle sur les mécanismes structurant l'écosystème du CCS reste mal connu, en particulier à l'échelle saisonnière. Le problème abordé est très complexe puisqu'il fait intervenir la variabilité à grande échelle et les mécanismes non-linéaires en lien avec le couplage entre la physique et la biologie. Nous avons donc choisi une approche numérique, un outil stratégique dans la compréhension de ces mécanismes complexes. En particulier, notre approche consiste à utiliser un modèle de circulation réaliste mais dont certaines caractéristiques sont simplifiées afin d'isoler et mieux comprendre quelques mécanismes ciblés. Une première approche repose sur l'utilisation de traceurs simplifiés en guise d'écosystème. Dans une seconde approche, nous utilisons des forçages simplifiés dans le cadre d'un couplage avec un modèle biologique des bas niveaux trophiques. Ces approches nu-

mériques permettront de caractériser la dynamique de l'upwelling du CCS en lien avec le signal NPGO à différentes échelles, et de tenter de comprendre *in fine* les processus complexes de l'écologie du plancton en lien avec un environnement physico-chimique variable.

Le chapitre 2 présentera les différents outils numériques utilisés dans le cadre de cette thèse. Dans le chapitre 3, nous chercherons à caractériser la variabilité à grande échelle et à méso-échelle du CCS en terme de transport vertical et horizontal (de la côte vers le large, et du sud vers le nord), grâce à une expérience de traceurs passifs dans un modèle de circulation réaliste. Dans le chapitre 4, nous montrerons que la variabilité de grande échelle liée à NPGO joue un rôle sur la variabilité intra-saisonnière de l'upwelling du CCS. Le chapitre 5 étudiera comment un écosystème complexe, typique de la région du CCS, répond à cette variabilité observée à l'échelle saisonnière. Enfin, le chapitre 6 dressera une conclusion détaillée de l'ensemble des résultats obtenus pendant cette thèse.



---

## Chapitre 2

# Matériels et Méthodes

### 2.1 Le modèle hydrodynamique

#### 2.1.1 Choix du modèle

La dynamique du Système du Courant de Californie est complexe. Elle intègre notamment la présence de grands courants océaniques, de structures de méso-échelle et de l'upwelling côtier dont la variabilité saisonnière est très marquée. Le principal objectif de notre travail est de caractériser cette dynamique tridimensionnelle à moyenne échelle à l'aide de l'outil numérique. De nombreux modèles de circulation océanique existent et nous avons choisi d'utiliser un modèle hydrodynamique aux équations primitives. Ce type de modèle est basé sur les équations de la mécanique des fluides simplifiées (du fait des caractéristiques des mouvements étudiés) qui permettent une bonne représentation de la dynamique spatiale et temporelle de l'océan à l'échelle régionale et côtière. Dans la littérature, on peut trouver quelques modèles adaptés à cette dynamique et citer par exemple POM (Princeton Ocean Model), NEMO (Nucleus for European Modelling of the Ocean) et ROMS (Regional Ocean Modeling System).

Parmi l'ensemble des codes numériques existants, nous avons choisi le modèle ROMS qui a initialement été développé spécifiquement pour le même type de problématique abordée dans cette thèse, c'est-à-dire l'étude des interactions non linéaires dans les zones côtières et de transitions côtières. ROMS a largement été utilisé au sein de la communauté scientifique internationale dans les différentes zones d'upwelling côtier, ce qui a

permis un développement considérable de ses performances. Ce modèle a couramment été employé pour résoudre la dynamique de la région Nord Pacifique, notamment celle du Système du Courant de Californie [Marchesiello et al., 2003; Di Lorenzo, 2003; Capet et al., 2004; Di Lorenzo et al., 2005; Di Lorenzo et al., 2008], et contrairement aux autres modèles de circulation générale, ROMS permet de reproduire un niveau d'EKE (Eddy Kinetic Energy) et une circulation moyenne réalistes dans le CCS [Centurioni et al., 2008]. Un des atouts important de ROMS réside dans le choix de sa coordonnée verticale qui suit la topographie permet de résoudre plus finement la dynamique proche des talus continentaux par l'interaction courants-topographie. En particulier, dans une étude d'intercomparaison de différents modèles de Centurioni et al. [2008], ROMS est le seul modèle capable de reproduire une des caractéristiques importante de la circulation moyenne du CCS qui est la présence de trois grands méandres permanents générés par effet topographique [Narimoussa et Maxworthy, 1989]. Enfin, un des intérêts majeurs de ce modèle réside dans ses méthodes numériques d'ordre de précision élevé et orientées vers la limitation de la diffusion et dispersion numérique. Le modèle ROMS représente aujourd'hui un outil puissant tant par les possibilités de configurations abordées que par la mise à disposition de moyens aux utilisateurs (pour la préparation des simulations et le traitement des résultats).

## 2.1.2 Présentation du modèle

### 2.1.2.1 Présentation générale et équations

Le modèle numérique de circulation océanique ROMS est un modèle tridimensionnel qui résout les équations primitives, c'est-à-dire le système d'équations de Navier-Stokes sous certaines hypothèses classiques dont l'approximation hydrostatique, l'approximation de Boussinesq et l'hypothèse d'incompressibilité [Shchepetkin et McWilliams, 2005] :

- L'approximation hydrostatique suppose que les échelles verticales sont très petites devant les échelles horizontales. On peut donc représenter l'océan comme un bassin peu profond. Du système d'équations de Navier-Stokes, seuls les termes de gravité et de pression sont conservés dans l'équation verticale de la quantité de mouvement conduisant à l'équilibre hydrostatique.
- L'approximation de Boussinesq suppose que la densité de l'eau de mer varie peu dans

l'espace et dans le temps autour d'une valeur moyenne. Du système d'équations de Navier-Stokes sont alors négligées les variations autour de la densité à l'exception du terme de gravité.

- L'hypothèse d'incompressibilité suppose que la masse volumique d'une particule de fluide ne varie pas avec la pression. Cette hypothèse modifie la relation de continuité en condition de non divergence du champ de vitesse.

Les équations primitives résultant de ces hypothèses sont décrites ci-dessous en coordonnées cartésiennes. Les équations pour la vitesse horizontale sont données par :

$$\frac{\partial u}{\partial t} + U \cdot \nabla u - fv = -\frac{1}{\rho_0} \frac{\partial P}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial z} \left( K_{VM} \frac{\partial u}{\partial z} \right) + F_u + D_u \quad (2.1)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} + U \cdot \nabla v + fu = -\frac{1}{\rho_0} \frac{\partial P}{\partial y} + \frac{\partial}{\partial z} \left( K_{VM} \frac{\partial v}{\partial z} \right) + F_v + D_v \quad (2.2)$$

En prenant en compte l'approximation hydrostatique, l'approximation de Boussinesq et l'hypothèse d'incompressibilité, l'équation sur la verticale et l'équation de continuité ont respectivement les formes suivantes :

$$\frac{\partial P}{\partial z} = -\rho g \quad (2.3)$$

$$\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0 \quad (2.4)$$

A ces équations s'ajoute l'équation qui régit l'évolution du transport de traceurs C (salinité, température, traceurs passifs, nutriments, plancton... ) et dont la forme générale est donnée par :

$$\frac{\partial C}{\partial t} + U \cdot \nabla C = + \frac{\partial}{\partial z} \left( K_{Vc} \frac{\partial C}{\partial z} \right) + F_C + D_C \quad (2.5)$$

Enfin, l'équation d'état est :

$$\rho = \rho(T, S, P) \quad (2.6)$$

Les différentes variables utilisées sont décrites dans le **tableau 2.1**. Le signe  $\nabla$  représente l'opérateur gradient pour une quantité C tel que :

$$U \cdot \nabla C = u \frac{\partial C}{\partial x} + v \frac{\partial C}{\partial y} + w \frac{\partial C}{\partial z}$$

TABLE 2.1 – Variables utilisées dans la description du modèle ROMS

Variabes	Description
$t$	Temps
$x, y$	Coordonnées cartésiennes horizontales
$z$	Coordonnée cartésienne verticale
$u, v, w$	Composantes $(x, y, z)$ de la vitesse
$U$	Vecteur vitesse dans les 3 directions de l'espace
$f$	Paramètre de Coriolis
$g$	Accélération de la gravité
$D_u, D_v, D_C$	Termes de dissipation/diffusion turbulente
$F_u, F_v, F_C$	Termes de forçage
$K_{V_M}, K_{V_C}$	Coefficients de viscosité et de diffusivité verticale turbulente
$K_{H_M}, K_{H_C}$	Coefficients de viscosité et de diffusivité horizontale turbulente
$P$	Pression totale
$\rho_0 + \rho(x, y, z, t)$	Densité totale <i>in situ</i>
$C$	concentration de traceur (Salinité, Température, autres traceurs, etc. )

### 2.1.2.2 Paramétrisation des effets sous-maille

On considère comme des effets sous-maille les mouvements qui ont lieu à une échelle inférieure à celle de la grille et qui ne peuvent être explicitement résolus par le modèle hydrodynamique. Les processus impliqués sont la diffusion/dissipation turbulente verticale et horizontale. Ces mouvements sont traduits dans les équations discrètes pour la quantité de mouvement par les termes de tensions de Reynolds. Ces termes permettent de fermer le système d'équations. Ils sont exprimés en fonction des quantités de plus grande échelle, séparément selon les échelles horizontales et verticales.

### *Traitement de la diffusion verticale*

Les composantes verticales des termes turbulents sont :

$$\overline{u'w'} = -K_{V_M} \frac{\partial u}{\partial z} \quad ; \quad \overline{v'w'} = -K_{V_M} \frac{\partial v}{\partial z} \quad ; \quad \overline{C'w'} = -K_{V_C} \frac{\partial C}{\partial z} \quad (2.7)$$

Les barres représentent la moyenne, les primes représentent la fluctuation autour de la moyenne. La détermination des coefficients de diffusion verticale,  $K_{V_M}$  et  $K_{V_C}$ , est possible avec l'utilisation d'un modèle de fermeture turbulente. Nous utilisons dans cette thèse la fermeture proposée par *Large et al.* [1994] : le schéma KPP (K-Profile Parametrization). En surface et au fond, ces coefficients turbulents sont implicitement déterminés par les conditions aux limites.

### *Traitement de la diffusion horizontale*

Les processus de mélange turbulent horizontal sont usuellement paramétrés par des termes de dissipation/diffusion horizontale de type harmonique ou biharmonique, et sont inclus dans les termes  $D_u$ ,  $D_v$  ou  $D_C$  des équations ci-dessus. Le schéma d'advection du modèle ROMS possède des propriétés diffusives et peu dispersives. Il n'est pas nécessaire d'introduire un terme de dissipation/diffusion latérale de manière explicite puisque ce processus est paramétrisé implicitement par le schéma d'advection qui induit un lissage adapté des structures horizontales. On a cependant la possibilité d'ajouter un terme de diffusion harmonique sur les traceurs.

#### **2.1.2.3 Type de coordonnées, discrétisation spatio-temporelle et schéma numérique**

Du fait de leur complexité, les équations du modèle n'admettent pas de solution analytique. Il est nécessaire d'avoir recours à des méthodes numériques d'intégration des équations aux dérivées partielles basées sur l'utilisation de schémas numériques nécessitant une discrétisation spatiale et temporelle.

Ces équations sont résolues en chaque maille d'une grille tridimensionnelle qui recouvre la région étudiée, et discrétise l'espace sur la verticale et sur l'horizontale.

Les niveaux verticaux de la grille épousent la forme de la topographie grâce à un système en coordonnées sigma. Cette approche permet de reproduire les processus liés à la bathymétrie et d'affiner la représentation des processus côtiers. On a le choix d'avoir une



résolution plus fine en surface ou au fond selon le phénomène étudié. Dans notre cas, nous nous intéressons aux processus de surface (effet des forçages sur les échanges côte-large qui interviennent dans les premières centaines de mètres et biologie) ; nous décidons donc de raffiner la résolution près de la surface. Sur l'horizontale, la discrétisation spatiale des différentes variables se fait sur une grille décalée de type C [Arakawa, 1972].

La méthode de discrétisation temporelle de ROMS utilise un schéma explicite ("split-explicit") qui sépare les modes de dynamique rapide (barotropes) des modes de dynamique lente (baroclines). En d'autres termes, le modèle 2D (2 dimensions) de surface est couplé au modèle 3D (3 dimensions) de manière à dissocier les ondes de gravité de surface des ondes internes. Les équations des modèles 2D et 3D sont temporellement discrétisées avec un schéma numérique prédictif d'ordre 3 incluant une étape prédictive suivie d'une étape correctrice. Le schéma d'advection utilisé pour les traceurs est le schéma upstream décrit dans *Shchepetkin et Mc Williams* [1998].

La résolution temporelle de ces équations nécessite un pas de temps contraint par la discrétisation spatiale selon le critère de stabilité CFL (Courant-Friedrichs-Levy). Ce critère relie la résolution spatiale et la résolution temporelle de manière à ne pas permettre la propagation d'un événement de vitesse  $c$  (onde, courant...) de plus d'une maille,  $\Delta x$ , par pas de temps,  $\Delta t$  :

$$\Delta x > c \cdot \Delta t \tag{2.8}$$

#### 2.1.2.4 Conditions aux frontières

Au niveau des bords océaniques du domaine les frontières sont ouvertes, c'est-à-dire que l'échange d'information entre la frontière et le champ à l'intérieur du domaine d'étude est possible. Les champs de vitesse et de traceurs aux frontières influencent l'intérieur du domaine par radiation bidimensionnelle selon le schéma d'*Orlanski* [1976] amélioré par *Marchesiello et al.* [2001]. Si la propagation d'un champ se fait vers l'extérieur, un terme de relaxation permet d'évacuer la propriété correspondante. Si la propagation de ce même champ se fait vers l'intérieur du domaine, sa valeur est rappelée vers des données imposées aux frontières. Ces rappels se font à une distance donnée des frontières, généralement quelques points de grille. Cette distance est définie par la largeur de la couche éponge de telle manière que le rappel est maximum près de la frontière et minimum à la limite

intérieure de la couche éponge.

### **2.1.2.5 Multiplicité des codes sources de ROMS**

Il existe plusieurs variantes de ce modèle ROMS qui ont émergé à partir de leur ancêtre commun SCRUM (S-coordinate Rutgers University Model, décrit par *Song et Haidvogel* [1994]). Dans cette thèse, nous avons utilisé deux versions : la version ROMS-Rutgers, développée par l'Université d'Etat du New Jersey (Rutgers), et la version ROMS-AGRIF, version de l'Institut de Recherche pour le développement (IRD), basée sur le code développé par l'Université de Californie Los Angeles (UCLA). Leur utilisation est la même (et a permis dans cette thèse de résoudre la circulation océanique du CCS) et les principales caractéristiques exposées ci-dessus restent valables pour les deux codes. Les différences qui existent entre les deux modèles utilisés ne sont pas importantes dans le cadre de ces travaux de thèse. Elles sont néanmoins exposées dans les travaux de *Shchepetkin et McWilliams* [2009].

### **2.1.3 Choix des grilles, des conditions initiales et des conditions aux limites (en surface et aux frontières)**

Dans notre étude, nous utilisons différentes configurations du modèle : la version ROMS-Rutgers est utilisée dans le chapitre 3 dans une configuration de traceur passif et la version de ROMS-AGRIF est utilisée dans le chapitre 5 dans une configuration de traceur biologique. Dans chacune des études, les différentes grilles seront définies, ainsi que les conditions initiales, les conditions aux frontières et les conditions aux limites en surface.

## **2.2 Le modèle de traceurs passifs**

Un des objectifs de l'étude est de caractériser la variabilité de la dynamique à basse fréquence des remontées d'eau côtière et du transport dans le système d'upwelling de Californie, traitée dans le chapitre 3. Nous nous intéressons au transport de la côte vers le large, largement contraint par la dynamique d'Ekman liée au vent et par les structures de fine échelle telles que les tourbillons de méso-échelle et les filaments de sous-méso-échelle. L'ensemble de la dynamique du CCS est également affecté par la présence du Sous-

Courant de Californie (CUC pour Californian Under-Current) qui permet des échanges entre différentes régions côtières, notamment du sud du CCS vers le centre du CCS. Le modèle ROMS permet de reproduire de manière réaliste une partie de cette dynamique complexe du Système du Courant de Californie, mais ne permet pas de suivre l'évolution d'une particule dans l'espace et le temps.

L'utilisation de traceurs passifs numériques est un moyen intéressant pour suivre l'évolution du système en terme de transport. Le terme passif implique que le traceur est uniquement soumis aux termes du schéma d'advection-diffusion des équations du modèle hydrodynamique. Une technique a été mise au point par *Combes et al.* [2009, 2010] afin de diagnostiquer le transport de traceurs sur le long terme et a déjà été appliquée dans le Golfe de l'Alaska et dans le Système du Courant du Pérou-Chili. Elle consiste à introduire un traceur passif dans une région prédéfinie de manière continue pendant toute la durée d'une simulation numérique. Dans leur étude sur l'upwelling du Pérou-Chili, *Combes et al.* [2009] ont montré que cette technique permet d'interpréter et de prévoir la réponse de l'upwelling, des flux advectés et des échanges côte-large en relation avec les forçages atmosphériques et océaniques. Cette méthode est de ce fait bien adaptée à notre problématique d'étude qui cherche à comprendre la variabilité de la dynamique du CCS en lien avec la variabilité basse fréquence d'une longue série temporelle pour le vent. Dans le code ROMS, l'équation d'advection-diffusion des traceurs passifs (2.5) devient pour le traceur P :

$$\frac{\partial P}{\partial t} + U \cdot \nabla P = K_{H_P} \nabla_H^2 P + \frac{\partial}{\partial z} \left( K_{V_P} \frac{\partial P}{\partial z} \right) - \frac{P}{\tau} + Q \quad (2.9)$$

P représente la concentration en traceur passif,  $K_{V_P}$  est la diffusion verticale obtenue par un schéma KPP [*Large et al.*, 1994] (*cf.* partie sur le modèle hydrodynamique),  $K_{H_P}$  est la diffusion horizontale dite de fond ("background") puisqu'elle est très faible, fixée à  $5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ . Q est le terme "nudging" tel que  $Q = \nu(1 - P)$  avec  $\nu$  le coefficient de nudging choisi grand dans la région d'introduction du traceur de telle sorte que P soit maintenu à 1 (en unité de concentration) ; ailleurs  $\nu$  est faible et le traceur est soumis uniquement aux processus d'advection-diffusion. Le paramètre  $\tau$  est la durée de vie du traceur imposée à 1 an, ce qui est en moyenne la durée de vie maximale des tourbillons au sein du CCS [*Kurian et al.*, 2011]. Les détails de l'expérience sont définis dans le chapitre 3.

Pour éviter que le traceur passif ne s'accumule, on lui impose une durée de vie limitée.

## 2.3 Le modèle d'écosystème

### 2.3.1 Choix du modèle

Les écosystèmes, ou réseaux trophiques, sont complexes : ils font interagir une multitude d'acteurs comprenant des nutriments, des organismes vivants et de la matière détritique entre lesquels s'établissent des flux souvent fortement non linéaires. La complexité des écosystèmes rend leur étude difficile. Il est donc nécessaire de simplifier l'écosystème étudié avec l'objectif de répondre à une problématique préalablement établie.

Dans notre étude, nous nous intéressons aux échanges au sein du Système du Courant de Californie liés à la dynamique océanique entre la région côtière et la région du large. Les éléments qui peuvent être directement soumis à ce transport sont les nutriments et les organismes des échelons trophiques les plus bas qui ne peuvent lutter contre le courant, c'est-à-dire les organismes planctoniques. L'analyse des observations biologiques dans la zone CalCOFI montre un fort contraste écologique entre la côte et le large définissant deux types de systèmes qui diffèrent par leur concentration en nutriments et leur composition en plancton [Venrick, 2002 ; Bernal, 1981]. La zone côtière est caractérisée par un fort enrichissement en nutriments. Les organismes planctoniques y sont de grande taille. Le groupe phytoplanctonique dominant est celui des diatomées, dépendant des apports en azote et en silice, et le groupe zooplanctonique est majoritairement représenté par les copépodes (macro-zooplancton). Les espèces côtières de zooplancton se nourrissent presque exclusivement de phytoplancton (détails dans Mackas *et al.* [2005]). Le réseau trophique côtier est donc court. Au large, les conditions sont oligotrophes avec de petites espèces phytoplanctoniques, telles que des diatomées et des dinoflagellés, dont la croissance est souvent limitée par la concentration en nutriments. Les espèces zooplanctoniques du large, majoritairement des copépodes ici aussi, sont plus carnivores ou omnivores, tirant profit du micro-zooplancton. Le réseau trophique de la région du large est donc long et est caractérisé par la présence d'espèces phytoplanctoniques de petites et de grandes tailles, de micro-zooplancton et de macro-zooplancton.

Un modèle d'écosystème adapté à notre questionnement devra donc comporter au minimum deux classes de taille de phytoplancton et deux classes de taille de zooplancton. Nous avons choisi le modèle d'écosystème North Pacific Ecosystem Model for Unders-

tanding Regional Oceanography (NEMURO) (*figure 2.1*) développé par *Kishi et al.* [2007]. Ce modèle présente une structure d'écosystème adaptée à notre problématique puisqu'il est composé de deux classes de taille de phytoplancton, de trois classes de taille de zooplancton (dont un strictement herbivore et deux omnivores) et de deux sources de nutriments, l'azote et le silicium, permettant la croissance préférentielle des deux espèces de phytoplancton. Il a été utilisé à plusieurs reprises dans des études concernant la région Nord-Est Pacifique [*Aita et al.*, 2007 ; *Megrey et al.*, 2007] et plus spécifiquement dans le CCS [*Rose et al.*, 2007 ; *Wainwright et al.*, 2007 ; *Li et al.*, 2010].

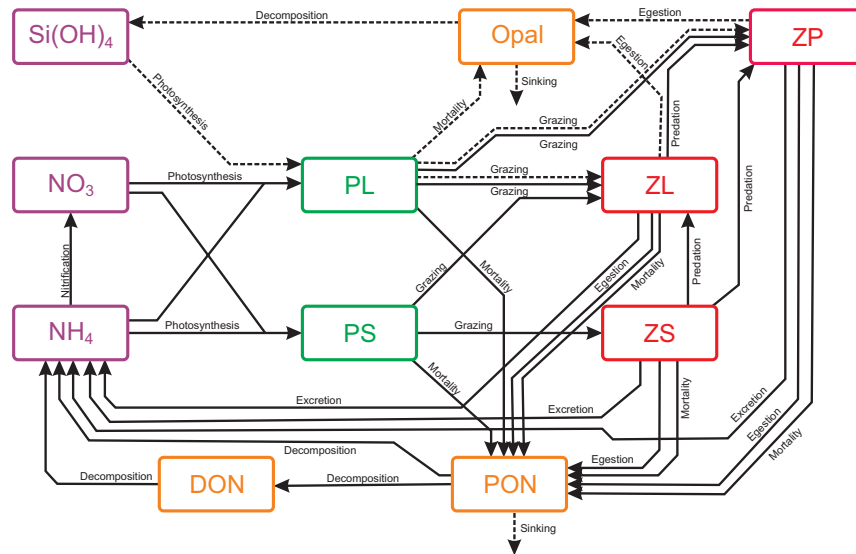


FIGURE 2.1 – Représentation schématique du modèle d'écosystème NEMURO. Les flèches en trait plein représentent les flux d'azote. Les flèches en trait pointillé représentent les flux de silicium. D'après *Kishi et al.* [2007]

### 2.3.2 Présentation, formulation du modèle et choix des paramètres

Le modèle NEMURO (*figure 2.1*) comporte 11 variables d'état : le nitrate ( $\text{NO}_3$ ), l'ammonium ( $\text{NH}_4$ ), l'acide silicique ( $\text{Si(OH)}_4$ ), le petit phytoplancton ( $\text{PS}$ , associé aux dino-

flagellés), le gros phytoplancton (PL, associé aux diatomées), le petit zooplancton (ZS, associé aux ciliés), le gros zooplancton (ZL, associé aux copépodes), le zooplancton prédateur (ZP, associé aux euphosiacés, au krill ou aux espèces de plancton gélatineux), l'azote organique particulaire non-vivant (PON), la silice organique particulaire (Opal), et la matière organique dissoute (DON). Ce modèle s'agence autour de deux cycles biogéochimiques : le cycle de l'azote et le cycle du silicium. L'azote transite dans l'ensemble des compartiments vivants (PS, PL, ZS, ZL, ZP) alors que le silicium intervient dans la croissance des diatomées (PL) et transite dans ses prédateurs (ZL et ZP).

Les unités des différentes variables du modèle (*cf. **tableau 2.2***) sont exprimées en  $\text{mmol N m}^{-3}$  pour le cycle de l'azote et en  $\text{mmol Si m}^{-3}$  pour le cycle du silicium.

TABLE 2.2 – Variables d'état du modèle NEMURO exprimées en  $\text{mmol N m}^{-3}$  ou  $\text{mmol Si m}^{-3}$

Symbole	Définition
$\text{PS}_n$	Biomasse du petit phytoplancton en Azote
$\text{PL}_n$	Biomasse du grand phytoplancton en Azote
$\text{ZS}_n$	Biomasse du petit zooplancton en Azote
$\text{ZL}_n$	Biomasse du grand zooplancton en Azote
$\text{ZP}_n$	Biomasse du zooplancton prédateur en Azote
$\text{NO}_3$	Concentration de Nitrate
$\text{NH}_4$	Concentration d'Ammonium
PON	Concentration d'Azote organique particulaire
DON	Concentration d'Azote organique dissout
$\text{Si(OH)}_4$	Concentration d'Acide Silicique
Opal	Concentration en Silicium organique particulaire
$\text{PL}_{si}$	Biomasse du grand phytoplancton en Silicium
$\text{ZL}_{si}$	Biomasse du grand zooplancton en Silicium
$\text{ZP}_{si}$	Biomasse du zooplancton prédateur en Silicium

Les équations qui définissent le modèle d'écosystème pour chaque compartiment s'expriment en termes de processus de gain et de perte en flux d'azote et en flux de silicium (*cf. tableau 2.3*). Les équations en flux d'azote (indice n) sont les suivantes :

$$\frac{dPS_n}{dt} = Gpp_{PS_n} - Mor_{PS_n} - Gra_{PS_2ZS_n} - Gra_{PS_2ZL_n} \quad (2.10)$$

$$\frac{dPL_n}{dt} = Gpp_{PL_n} - Mor_{PL_n} - Gra_{PL_2ZL_n} - Gra_{PL_2ZP_n} \quad (2.11)$$

$$\frac{dZS_n}{dt} = Gra_{PS_2ZS_n} - Gra_{ZS_2ZL_n} - Gra_{ZS_2ZP_n} - Mor_{ZS_n} - Exc_{ZS_n} - Ege_{ZS_n} \quad (2.12)$$

$$\begin{aligned} \frac{dZL_n}{dt} = & Gra_{PS_2ZL_n} + Gra_{PL_2ZL_n} + Gra_{ZS_2ZL_n} - Gra_{ZL_2ZP_n} \\ & - Mor_{ZL_n} - Exc_{ZL_n} - Ege_{ZL_n} \end{aligned} \quad (2.13)$$

$$\frac{dZP_n}{dt} = Gra_{PL_2ZP_n} + Gra_{ZS_2ZP_n} + Gra_{ZL_2ZP_n} - Mor_{ZP_n} - Exc_{ZP_n} - Ege_{ZP_n} \quad (2.14)$$

$$\frac{dNO_3}{dt} = -Gpp_{PS_n} Rnew_S - Gpp_{PL_n} Rnew_L + Nit \quad (2.15)$$

$$\begin{aligned} \frac{dNH_4}{dt} = & -Gpp_{PS_n}(1 - fration_S) - Gpp_{PL_n}(1 - (fratio_L) \\ & - Nit + Dec_{P_2N} + Dec_{D_2N} + Exc_{ZS_n} + Exc_{ZL_n} + Exc_{ZP_n} \end{aligned} \quad (2.16)$$

$$\begin{aligned} \frac{PON}{dt} = & Mor_{PS_n} + Mor_{PL_n} + Mor_{ZS_n} + Mor_{ZL_n} + Mor_{ZP_n} \\ & + Ege_{ZS_n} + Ege_{ZL_n} + Ege_{ZP_n} - Dec_{P_2N} - Dec_{P_2D} - SED_n \end{aligned} \quad (2.17)$$

$$\frac{DON}{dt} = Exc_{PS_n} + Exc_{PL_n} + Dec_{P_2D} - Dec_{D_2N} \quad (2.18)$$

Les équations en flux de silicium (indice si) sont les suivantes :

$$\frac{PL_{si}}{dt} = Gpp_{PL_{si}} - Mor_{PL_{si}} - Gra_{PL_2ZL_{si}} - Gra_{PL_2ZP_{si}} \quad (2.19)$$

$$\frac{ZL_{si}}{dt} = Gra_{PL_2ZL_{si}} - Ege_{ZL_{si}} \quad (2.20)$$

$$\frac{ZP_{si}}{dt} = Gra_{PL_2ZP_{si}} - Ege_{ZP_{si}} \quad (2.21)$$

$$\frac{Si(OH)_4}{dt} = -Gpp_{PL_{si}} + Res_{PL_{si}} + Exc_{PL_{si}} + Dec_{P_2Si} \quad (2.22)$$

$$\frac{Opal}{dt} = Mor_{PL_{si}} + Ege_{ZL_{si}} + Ege_{ZP_{si}} - SED_{si} - Dec_{P_2Si} \quad (2.23)$$

TABLE 2.3 – Flux du modèle NEMURO exprimés en  $\text{mmol N m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  ou  $\text{mmol Si m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ . Pour chaque flux, l'indice Y qui suit le nom du flux indique que le flux s'effectue vers le compartiment Y. Les flux marqués de l'indice X2Y représentent les flux qui s'effectuent du compartiment X vers le compartiment Y. X et Y décrivent une des variables d'état du modèle.

Symbole	Définition
$Gpp_Y$	Croissance du phytoplancton Y
$Mor_Y$	Mortalité naturelle de Y
$Gra_{X2Y}$	Broutage de X par zooplancton Y
$Exc_Y$	Excretion de Y
$Ege_Y$	Egestion de Y
$Nit$	Nitrification
$Dec_{X2Y}$	Décomposition de X en Y
$SED$	Sédimentation

Dans l'ensemble de cette partie, nous adopterons la notation suivante. L'indice Y qui suit le nom du flux indique que le flux s'effectue vers le compartiment Y. Les flux marqués de l'indice X2Y représentent les flux qui s'effectuent du compartiment X vers le compartiment Y. X et Y décrivent une des variables d'état.

Les principaux processus qui régissent la dynamique de ce modèle sont décrits ci-après. Les conditions initiales et les conditions aux frontières des variables biologiques sont exposées dans le chapitre 5. Tous les paramètres cités dans ce paragraphe sont regroupés et explicités dans les **tableaux 2.4, 2.5 et 2.6**. Ils s'appuient sur les travaux de *Li et al.* [2010] et une étape de calibration dans le CCS à l'aide de la configuration qui sera détaillée dans le chapitre 5.

Certains flux biologiques du modèle NEMURO sont dépendants de la température (photosynthèse, mortalité, broutage, nitrification, décomposition) et les paramètres du modèle impliqués à cette dépendance sont exprimés à une température de  $0^\circ\text{C}$  dans les **tableaux 2.4, 2.5 et 2.6**.

Certains modèles d'écosystème du CCS ne tiennent pas compte de l'effet de la température sur la biologie [Powell et al., 2006; Chai et al., 2002]. De manière à simplifier l'interprétation de nos résultats, nous décidons aussi de supprimer cette dépendance. Dans notre modèle biologique, la température est imposée constante, fixée à  $10^\circ\text{C}$  [Wain-



*wright et al.*, 2007]. Les flux à  $10^\circ C$  sont calculés à l'aide de la relation de  $Q_{10}$  [Eppley, 1972]. Ainsi, la dépendance à la température  $T$  pour un processus  $P$  est décrite par  $g_T(T) = \exp(k_P \cdot T)$ , avec  $k_P$  le coefficient de température lié au processus  $P$  tel que  $k_P = \ln(Q_{10})/10 = 0.0693^\circ C^{-1}$ , ce qui donne à  $10^\circ C$ ,  $g_T(10^\circ C) = 2$ .

### 2.3.2.1 La croissance du phytoplancton

La formulation générale de la croissance phytoplanctonique  $\mathbf{Gpp}_{Pj}$ ,  $j$  représentant la classe de taille du phytoplancton (S pour petit, L pour grand), est fonction de la lumière et de la concentration en nutriments dans le milieu. Son expression en azote est la suivante :

$$Gpp_{Pj_n} = V_{max_j} \cdot g_T \cdot \lim(lum) \cdot \lim(nut_j) \cdot Pj \quad (2.24)$$

$V_{max_j}$  représente le coefficient de croissance maximum du phytoplancton de classe de taille  $j$ , et  $Pj$  la concentration du phytoplancton de classe de taille  $j$ .

$\lim(\mathbf{lum})$  est le terme de limitation de croissance par la lumière. Il a été modifié par *Li et al.* [2010] et s'exprime par la formulation de la photoinhibition de *Platt et al.* [1980] :

$$\lim(lum) = \left( 1 - e^{\left( \frac{-\alpha_j PAR(z)}{V_{max_j}} \right)} \right) \cdot e^{\left( \frac{-\beta_j PAR(z)}{V_{max_j}} \right)} \quad (2.25)$$

avec  $\alpha_j$  la constante de réaction photochimique de  $Pj$  ou pente à l'origine de la courbe de réponse à la lumière et  $\beta_j$  la constante de photo-inhibition de  $Pj$ .  $PAR(z)$  est l'irradiance à la profondeur  $z$ , et est fonction d'une fraction de l'irradiance de surface  $I_0$ , de l'atténuation de la lumière par l'eau,  $att_w$ , et de l'atténuation de la lumière par la quantité de phytoplancton présent à la profondeur  $z$ ,  $att_P$ , de telle façon que :

$$PAR(z) = 0.43 \cdot I_0 \cdot \exp \left( - \int_0^z (att_w + att_P \cdot (PS + PL)) dz \right) \quad (2.26)$$

$\lim(\mathbf{nut}_j)$  est le terme de limitation de croissance par les nutriments. La croissance de PS dépend de la quantité de nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) et d'ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) alors que la croissance de PL dépend à la fois de la quantité de nitrate et d'ammonium, mais aussi de la quantité d'acide silicique ( $\text{Si(OH)}_4$ ). La croissance de PL est limitée par l'élément limitant, c'est-à-dire l'élément qui vient à manquer dans le milieu. Ce concept est appelé la loi du minimum. Il a été introduit par *Liebig* en 1842 et est très largement utilisé dans les

modèles d'écosystème (*Chai et al.*, 2002; *Moisan et Hoffman*, 1996). L'expression de cette limitation est :

$$\lim(nut_S) = f_{NO_3^-} + f_{NH_4^+} \quad (2.27)$$

$$\lim(nut_L) = \min \left( f_{NO_3^-} + f_{NH_4^+}, f_{Si(OH)_4} / R_{SiN} \right) \quad (2.28)$$

La cinétique d'absorption des nutriments, notée  $f$ , est basée sur la relation de Michaelis-Menten [*Menten et Michaelis*, 1913]. Le processus par lequel le phytoplancton assimile préférentiellement l'ammonium au nitrate est pris en compte par un terme de limitation de l'assimilation de nitrate en fonction de la concentration en ammonium selon la formulation de *Wroblewski* [1977]. Dans l'équation  $f_{NO_3^-}$ , cette limitation est exprimée par un terme en exponentielle. Les cinétiques d'absorption des différents nutriments sont les suivantes :

$$f_{NO_3^-} = \frac{NO_3}{NO_3 + K_{NO_3j}} \cdot \exp(-\Psi_j NH_4) \quad (2.29)$$

$$f_{NH_4^+} = \frac{NH_4}{NH_4 + K_{NH_4j}} \quad (2.30)$$

$$f_{Si(OH)_4} = \frac{Si(OH)_4}{Si(OH)_4 + K_{K_{Si}}} \quad (2.31)$$

avec  $K_{NO_3j}$  et  $K_{NH_4j}$  les constantes de demi-saturation de phytoplancton de classe de taille  $j$  pour respectivement le nitrate et l'ammonium, et  $K_{Si}$  la constante de demi-saturation du gros phytoplancton pour l'acide silicique.  $\Psi_j$  représente la constante d'inhibition de la consommation de nitrate par l'ammonium pour le phytoplancton de taille  $j$ .

### 2.3.2.2 Le f-ratio

La production primaire totale (en azote) liée à la croissance phytoplanctonique peut être décomposée en deux termes : la production nouvelle liée à la cinétique d'absorption du nitrate,  $f_{NO_3^-}$ , et la production de régénération liée à la fixation d'ammonium,  $f_{NH_4^+}$ . Le f-ratio (ici noté *f-ratio*) est défini par le rapport entre la production nouvelle et la production primaire totale :

$$f\text{-ratio} = \frac{f_{NO_3^-}}{f_{NO_3^-} + f_{NH_4^+}} \quad (2.32)$$

**2.3.2.3 Le broutage du zooplancton**

La fonction de nutrition du zooplancton  $Zj$  sur sa proie  $X$ ,  $\mathbf{Gra}_{X2Zj}$ , est formulée dans le modèle d'origine selon la cinétique d'Ivlev [Ivlev, 1955]. Dans un souci de réduction du nombre de paramètres utilisés, nous avons choisi de la décrire selon la cinétique de broutage de type Holling III [Holling, 1965], décrivant une sigmoïde :

$$Gra_{X2Zj_n} = GRmaxX_{Zj} \cdot g_T \left( \frac{X_n^2}{X_n^2 + K_{X2Zj}} \right) Zj_n \quad (2.33)$$

$GRmaxX_{Zj}$  est le taux de croissance maximum du zooplancton  $Zj$ ,  $K_{X2Zj}$  est la constante de demi-saturation du broutage du zooplancton  $Zj$  sur sa proie  $X$ . Cette réponse permet aux proies d'échapper à la prédation lorsque la population de proies est très faible. Lorsque la quantité de proies augmente, le taux d'attaque du prédateur augmente exponentiellement puis ralentit lorsque le prédateur atteint la satiété. Cette formulation est très largement utilisée dans les modèles d'écosystème et est d'autant plus intéressante qu'elle est plus stable, numériquement, que la formulation d'Ivlev [Morozov, 2010; Gentleman et al., 2003, et références citées dans cet article]. Selon la taille de zooplancton considérée, la nature et la taille des proies varient. Le petit zooplancton est exclusivement herbivore et ne mange que le petit phytoplancton. Le gros zooplancton et le zooplancton prédateur sont omnivores, et consomment respectivement PS, PL, ZS et PL, ZS, ZL. Le petit et le gros zooplancton n'ont pas de préférence de proie, tandis que le zooplancton prédateur est préférentiellement carnivore. Ainsi, lorsqu'il y a assez de gros et petit zooplancton, la prédation du zooplancton prédateur sur le gros phytoplancton est amoindrie. En présence simultanée de petit et de gros zooplancton, le prédateur préférera se nourrir de gros zooplancton. Ces préférences sont exprimées par un facteur d'inhibition de broutage dans un terme en exponentielle :

$$Gra_{PL2ZP_n} = GRmaxZP_{PL} \cdot g_T \left( \frac{PLn^2}{PLn^2 + K_{PL2ZP}} \right) \cdot \exp(-\Psi_{PL}(ZLn + ZSn)) ZP_n \quad (2.34)$$

$$Gra_{ZS2ZP_n} = GRmaxZP_{ZS} \cdot g_T \left( \frac{ZSn^2}{ZSn^2 + K_{ZS2ZP}} \right) \cdot \exp(-\Psi_{ZS} \cdot ZLn) ZP_n \quad (2.35)$$

### 2.3.2.4 La mortalité naturelle

Le terme de mortalité naturelle  $\mathbf{Mor}_Y$ , avec  $Y$  une des classes de taille de phytoplancton ou de zooplancton, est usuellement le terme de fermeture du modèle, et représente la mortalité par maladie ou par famine. Une fonction quadratique [Steele et Henderson, 1981 ; Denman et Gargett, 1995 ; Fasham, 1995] est utilisée pour exprimer cette mortalité du phytoplancton et du zooplancton :

$$Mor_Y = Mor_{Y0} \cdot g_T \cdot Y^2 \quad (2.36)$$

### 2.3.2.5 L'excrétion et l'égestion

Le métabolisme du zooplancton est gouverné par (1) l'égestion  $\mathbf{Ege}_{Zj}$ , qui va alimenter les compartiments particulières (PON et Opal) par la production de pelotes fécales, et (2) par l'excrétion  $\mathbf{Exc}_{Zj}$ , qui va alimenter le compartiment  $\text{NH}_4$ . Ces deux processus sont directement liés au terme de broutage puisqu'ils représentent une fraction de la quantité de proies ingérées :

$$Ege_{Zj_n} = (1 - Alpha_{Zj}) \times \sum_X GraX2Zj_n \quad (2.37)$$

$$Exc_{Zj_n} = (Alpha_{Zj} - Beta_{Zj}) \times \sum_X GraX2Zj_n \quad (2.38)$$

### 2.3.2.6 La nitrification et la décomposition

Les différents compartiments dits "non-vivants" sont soumis à des transformations chimiques qui permettent la régénération des éléments utilisés par les compartiments dits "vivants". Les transformations considérées dans notre modèle sont :

- la décomposition de PON en  $\text{NH}_4$ ,  $\mathbf{Dec}_{P2N}$

$$Dec_{P2N} = VP2N_0 \cdot PON \quad (2.39)$$

- la décomposition de PON en DON,  $\mathbf{Dec}_{P2D}$

$$Dec_{P2D} = VP2N_0 \cdot PON \quad (2.40)$$

- la décomposition de DON en  $\text{NH}_4$ ,  $\mathbf{Dec}_{D2N}$

$$Dec_{D2N} = VD2N_0 \cdot DON \quad (2.41)$$

– la nitrification de  $\text{NH}_4$  en  $\text{NO}_3$ , **Nit**

$$\text{Nit} = \text{Nit}_0 \cdot \text{NH}_4 \quad (2.42)$$

– la décomposition de Opal en  $\text{Si}(\text{OH})_4$ , **Dec<sub>P2Si</sub>**

$$\text{Dec}_{P2Si} = \text{VP2Si}_0 \cdot \text{Opal} \quad (2.43)$$

### 2.3.2.7 La sédimentation

La sédimentation, **SED**, affecte les compartiments particuliers, PON et Opal, qui sont soumis à une vitesse de chute constante dans la colonne d'eau.

$$\text{SED}_n = -\frac{\partial}{\partial z}(\text{setVP} \times \text{PON}) \quad (2.44)$$

$$\text{SED}_{si} = -\frac{\partial}{\partial z}(\text{setVO} \times \text{Opal}) \quad (2.45)$$

### 2.3.2.8 Les équations du cycle du silicium

Les processus liés aux variables impliquées dans le cycle du silicium (PL, ZL, ZP, Opal et  $\text{Si}(\text{OH})_4$ ) sont les mêmes que celles de l'azote décrites plus haut, mais pondérés par le rapport Silicium/Azote,  $\text{RSiN}$ , choisit constant dans le modèle NEMURO, égal à 1 [Brzezinski, 1985].

TABLE 2.4 – Paramètres du petit (PS) et du gros phytoplancton (PL) du modèle NEMURO.

Symbole	Définition	PS	PL	Unité	Source
$V_{max_j}$	taux de croissance maximum	0.4	1.0	$d^{-1}$	<i>Li et al.</i> [2010]
$K_{NO_3j}$	constante de demi-saturation pour la consommation de $NO_3$	1.0	3.0	$mmolNm^{-3}$	<i>Kishi et al.</i> [2007]
$K_{NH_4j}$	constante de demi-saturation pour la consommation de $NH_4$	0.1	0.3	$mmolNm^{-3}$	<i>Kishi et al.</i> [2007]
$K_{Si(OH)_4}$	constante de demi-saturation pour la consommation de $Si(OH)_4$	-	4.0	$mmolNm^{-3}$	<i>Li et al.</i> [2010]
$\Psi_j$	coefficient de limitation de croissance par $NH_4$	1.5	4.6	$m^3mmolNm^{-1}$	<i>Kishi et al.</i> [2007]
$\alpha_j$	constante de réaction photochimique	0.014	0.028	$(Wm^{-2})^{-1}d^{-1}$	<i>Li et al.</i> [2010]
$\beta_j$	constante de photo-inhibition	0.001	0.008	$(Wm^{-2})^{-1}d^{-1}$	<i>Li et al.</i> [2010]
$Mor_{Pj0}$	taux de mortalité à 0°C	0.0585	0.0290	$(mmolNm^{-3})^{-1}d^{-1}$	<i>Kishi et al.</i> [2007]

TABLE 2.5 – Paramètres du petit (ZP), du gros (ZL) et prédateur (ZP) zooplancton du modèle NE-MURO (*s.d.* signifie sans dimension).

Symbole	Définition	ZS	ZL	ZP	Unité	Source
$GrmaxZj_{PS}$	taux de broutage maximum sur PS à 0°C	1.0	0.2	-	$d^{-1}$	*
$GrmaxZj_{PL}$	taux de broutage maximum sur PL à 0°C	-	1.0	1.0	$d^{-1}$	*
$GrmaxZj_{ZS}$	taux de broutage maximum sur ZS à 0°C	-	0.5	0.4	$d^{-1}$	*
$GrmaxZj_{ZL}$	taux de broutage maximum sur ZL à 0°C	-	-	0.8	$d^{-1}$	*
$K_{PS2Zj}$	taux de demi-saturation du broutage sur PS	1.0	1.0	-	$(mmolNm^{-3})^2$	*
$K_{PL2Zj}$	taux de demi-saturation du broutage sur PL	-	1.0	1.0	$(mmolNm^{-3})^2$	*
$K_{ZS2Zj}$	taux de demi-saturation du broutage sur ZS	-	1.0	1.0	$(mmolNm^{-3})^2$	*
$K_{ZL2Zj}$	taux de demi-saturation du broutage sur ZL	-	-	1.0	$(mmolNm^{-3})^2$	*
$\Psi_{PL}$	constante d'inhibition du broutage de ZP sur PL	-	-	4.605	$(mmolN^{-1})^{-1}$	<i>Kishi et al.</i> [2007]
$\Psi_{ZS}$	constante d'inhibition du broutage de ZP sur ZS	-	-	3.010	$(mmolN^{-1})^{-1}$	<i>Kishi et al.</i> [2007]
$Mor_{Zj0}$	taux de mortalité à 0°C	0.0585	0.0585	0.0585	$(mmolNm^{-3})^{-1}d^{-1}$	<i>Kishi et al.</i> [2007]
$Alpha_{Zj}$	efficacité d'assimilation	0.70	0.70	0.70	<i>s.d.</i>	<i>Kishi et al.</i> [2007]
$Beta_{Zj}$	efficacité de croissance	0.30	0.30	0.30	<i>s.d.</i>	<i>Kishi et al.</i> [2007]

\* Valeurs basées sur la gamme utilisée dans la littérature en lien avec les systèmes d'upwelling [*Chai et al.*, 2002; *Gruber et al.*, 2005; *Powell et al.*, 2006; *Rose et al.*, 2007]

Symbole	Définition	Valeur	Unité	Source
$g_T$	coefficient lié à la température fixée à 10°C	2	<i>s.d.</i>	<i>Wainwright et al.</i> [2007]
$att_W$	coefficient d'atténuation de la lumière par l'eau de mer	0.0554	$m^{-1}$	<i>Li et al.</i> [2010]
$att_P$	coefficient d'atténuation de la lumière par le phytoplancton	0.0249	$mmolNm^{-3}m^{-1}$	<i>Li et al.</i> [2010]
$Nit_0$	taux de nitrification à 0°C	0.03	$d^{-1}$	<i>Kishi et al.</i> [2007]
$VP2N_0$	taux de décomposition de PON vers $NH_4$ à 0°C	0.10	$d^{-1}$	<i>Kishi et al.</i> [2007]
$VP2D_0$	taux de décomposition de PON vers DON à 0°C	0.10	$d^{-1}$	<i>Kishi et al.</i> [2007]
$VD2N_0$	taux de décomposition de DON vers $NH_4$ à 0°C	0.02	$d^{-1}$	<i>Kishi et al.</i> [2007]
$VP2Si_0$	taux de décomposition de Opal vers $Si(OH)_4$ à 0°C	0.01	$d^{-1}$	<i>Kishi et al.</i> [2007]
$RSiN$	ratio Si :N	1.0	<i>s.d.</i>	<i>Li et al.</i> [2010]
setVP	vitesse de chute de PON	40.0	$m \cdot d^{-1}$	<i>Kishi et al.</i> [2007]
setVO	vitesse de chute de Opal	40.0	$m \cdot d^{-1}$	<i>Kishi et al.</i> [2007]

TABLE 2.6 – Autres Paramètres du modèle NEMURO (*s.d.* signifie sans dimension).





---

## Chapitre 3

# Variabilité du transport dans le Système du Courant de Californie : Expérience de traceurs passifs

### 3.1 Introduction

Dans ce chapitre, nous nous intéressons à la variabilité de la dynamique de basse fréquence des remontées d'eaux côtières et de leur transport dans le système du Courant de Californie en lien avec le mode de variabilité climatique NPGO. En effet, dans les régions d'upwelling, le fort enrichissement des eaux côtières permet d'y soutenir une activité biologique importante. Depuis la côte vers le large, un fort gradient s'établit, non seulement pour cette activité biologique mais également pour des variables physiques telles que la température, la salinité et l'anomalie d'élévation de la surface de la mer. L'intensité et la position de ce gradient des propriétés physiques et biogéochimiques, variables d'une année sur l'autre, sont directement liées au transport des eaux de la côte vers le large par l'advection horizontale. Malgré l'important effort d'échantillonnage du système du Courant de Californie, la résolution spatiale et temporelle des campagnes est trop faible pour permettre de comprendre précisément la variabilité de ce transport. Ce volet de la thèse cherche donc à préciser la variabilité du transport entre la côte et le large et celle de l'upwelling, afin de donner des clés pour l'étude de la variabilité observée au sein de l'écosystème. De récentes études ont montré que la variabilité de l'upwelling de Ca-

lifornie est largement expliquée par l'indice climatique NPGO [*Di Lorenzo et al.*, 2008], principalement dans les régions centrale et sud. C'est pour cette raison que nous nous focalisons sur la signature de NPGO sur la variabilité du transport de la côte vers le large (dit cross-shore) et le long de la côte (dit alongshore), dans les régions centrale et sud du CCS.

Dans ce contexte nous utilisons une configuration régionale du modèle numérique ROMS afin de mettre en évidence la variabilité pluriannuelle de ces différents transports. Une des originalités du travail réside dans la caractérisation de cette variabilité à l'aide de traceurs passifs, permettant d'accéder à l'intensité de l'upwelling et à l'efficacité de l'advection horizontale. Le principe de cette méthode est d'injecter en continu un traceur de durée de vie finie dans une zone prédéfinie du modèle et de suivre son évolution spatiale avant qu'il ne disparaisse. La région d'injection du traceur est choisie ici comme étant la zone côtière en surface (0 à 100 m) ou en subsurface (150 à 250 m). Le traceur passif permet de caractériser la variabilité du transport cross-shore en réponse à la dynamique d'Ekman d'une part et à la dynamique tourbillonnaire de méso-échelle d'autre part. Il nous permet également d'expliquer en partie la variabilité de la connexion établie entre les régions sud et centrale du CCS par le Sous-Courant de Californie.

Ce travail a fait l'objet d'une collaboration internationale avec Emanuele Di Lorenzo (Georgia Institute of Technology Atlanta, Georgie, USA) et son doctorant, Vincent Combes. Les simulations ont été effectuées par Vincent Combes qui a utilisé la configuration résumée dans la section 3.2. Les fortes interactions avec cette équipe de recherche dans la phase initiale de l'analyse des résultats et de leur interprétation ont conduit à l'écriture d'un article publié dans le 'Journal of Physical Oceanography' présentée dans la section 3.3.

## 3.2 Configuration du modèle ROMS version Rutgers

Dans cette étude, nous utilisons le code ROMS dans la version ROMS-Rutgers. Le domaine est ici défini sur une grille qui s'étend depuis la côte jusqu'à 140°W, et de 27°N à 42°N (grille CCS). Cette grille est imbriquée dans une grille plus grande qui recouvre l'ensemble du domaine Nord Est Pacifique (grille NEP) depuis la côte jusqu'à 180°W, et de 25°N à 61°N (*figure 3.1 b*). Les deux grilles ont une résolution horizontale de 10 km.

Les principales caractéristiques de ces grilles sont définies dans les *tables 3.1* et *3.2*.

Une première simulation, dite de spinup, a d’abord été effectuée sur la grille NEP. Cette simulation de 59 ans est forcée en surface de 1950 à 2008 avec les vents et flux de chaleur en moyenne mensuelle du National Center for Environmental Prediction/National Center for Atmospheric Research reanalysis (NCEP/NCAR ; *Kalnay et al.*, 1996). La climatologie de Levitus permet de générer une condition initiale pour les traceurs physiques du modèle (salinité et température) et de forcer le modèle à ses frontières. A l’issue de ce spinup, les conditions sont telles que le système s’est affranchi des conditions initiales et a atteint un équilibre statistique cohérent vis-à-vis des forçages. L’état final est alors utilisé comme condition initiale d’une seconde simulation réalisée sur la même grille NEP, avec les mêmes forçages en surface et sur la même durée (59 ans). La seule différence concerne les conditions aux frontières qui dans cette simulation sont issues des sorties en moyenne mensuelle du modèle à haute résolution MOM3-based Ocean General Circulation Model, un code optimisé pour le calculateur Earth Simulator (OFES ; *Masumoto et al.*, 2004 ; *Sasaki et al.*, 2004 ; *Sasaki et al.* , 2006).

Enfin, une troisième simulation dans laquelle le modèle de traceurs passifs est activé est réalisée sur la grille du domaine CCS. Les résultats obtenus sont analysés dans la partie suivante. Dans cette dernière simulation, les conditions aux frontières sont cette fois-ci directement extraites des 59 années de la deuxième simulation. En surface, les forçages et les flux sont les mêmes que pour la deuxième expérience, mais extrapolés sur la grille CCS.

La bathymétrie utilisée pour les grilles CCS et NEP est la version lissée de ETOPO5 (NGDC, 1988).

TABLE 3.1 – Configuration du modèle ROMS Rutgers : Description et valeur des paramètres de la grille CCS

Variables	Description	Valeurs	Unités
Paramètres liés à la grille du domaine et à la discrétisation spatiale :			
$dx, dy$	Résolution horizontale moyenne	10	km
$I \times J$	Taille de la grille sur l'horizontale dans les directions eta et xi	$148 \times 217$	s.d.
$N$	Nombre de niveaux verticaux	30	s.d.
$\theta_S$	Paramètre de contrôle de la couche de surface (coordonnées sigma)	5.0	s.d.
$\theta_B$	Paramètre de contrôle de la couche de fond (coordonnées sigma)	0.4	s.d.
$T_{cline}$	Épaisseur de la couche de surface/fond (coordonnées sigma) pour l'étirement vertical	80	m
Paramètres liés à la discrétisation temporelle			
dt	Pas de temps pour les équations en 3 dimensions	720	s
dtfast	Pas de temps pour les équations en 2 dimensions	50	s
Paramètres liés aux frontières			
$x_{sponge}$	Épaisseur de la couche éponge	$200 \cdot 10^3$	m
$v_{sponge}$	Viscosité dans la couche éponge	600	$m^2 s^{-1}$
$TauT_{in}$	Coefficient de rappel aux frontières vers l'intérieur du domaine pour les traceurs physiques	30	d
$TauT_{out}$	Coefficient de rappel aux frontières vers l'extérieur du domaine pour les traceurs	300	d
$TauM_{in}$	Coefficient de rappel aux frontières vers l'intérieur du domaine pour les vitesses	30	d
$TauM_{out}$	Coefficient de rappel aux frontières vers l'extérieur du domaine pour les vitesses	300	d
Paramètres liés au mélange			
$TNUM_2$	Coefficient Laplacien de mélange horizontal de la vitesse	40.0	$m^2 s^{-1}$
$TNUT_2$	Coefficient Laplacien de mélange horizontal des traceurs	0.0	$m^2 s^{-1}$
$AktM_{bak}$	Coefficient "background" du mélange vertical de la vitesse	$1.0 \cdot 10^{-5}$	$m^2 s^{-1}$
$AktT_{bak}$	Coefficient "background" du mélange vertical des traceurs	$1.0 \cdot 10^{-6}$	$m^2 s^{-1}$

Variables	Description	Valeurs	Unités
Paramètres liés à la grille du domaine et à la discrétisation spatiale :			
$dx, dy$	Résolution horizontale moyenne	10	km
$I \times J$	Taille de la grille sur l'horizontale dans les directions eta et xi	$546 \times 418$	s.d.
$N$	Nombre de niveaux verticaux	30	s.d.
$\theta_S$	Paramètre de contrôle de la couche de surface (coordonnées sigma)	5.0	s.d.
$\theta_B$	Paramètre de contrôle de la couche de fond (coordonnées sigma)	0.4	s.d.
$T_{cline}$	Épaisseur de la couche de surface/fond (coordonnées sigma) pour l'étirement vertical	80	m
Paramètres liés à la discrétisation temporelle			
dt	Pas de temps pour les équations en 3 dimensions	720	s
dtfast	Pas de temps pour les équations en 2 dimensions	50	s
Paramètres liés aux frontières			
$x_{sponge}$	Épaisseur de la couche éponge	$200 \cdot 10^3$	m
$v_{sponge}$	Viscosité dans la couche éponge	600	$m^2 s^{-1}$
$TauT_{in}$	Coefficient de rappel aux frontières vers l'intérieur du domaine pour les traceurs physiques	30	d
$TauT_{out}$	Coefficient de rappel aux frontières vers l'extérieur du domaine pour les traceurs	300	d
$TauM_{in}$	Coefficient de rappel aux frontières vers l'intérieur du domaine pour les vitesses	30	d
$TauM_{out}$	Coefficient de rappel aux frontières vers l'extérieur du domaine pour les vitesses	300	d
Paramètres liés au mélange			
$TNUM_2$	Coefficient Laplacien de mélange horizontal de la vitesse	40.0	$m^2 s^{-1}$
$TNUT_2$	Coefficient Laplacien de mélange horizontal des traceurs	20.0	$m^2 s^{-1}$
$AktM_{bak}$	Coefficient "background" du mélange vertical de la vitesse	$1.0 \cdot 10^{-5}$	$m^2 s^{-1}$
$AktT_{bak}$	Coefficient "background" du mélange vertical des traceurs	$1.0 \cdot 10^{-6}$	$m^2 s^{-1}$

TABLE 3.2 – Configuration du modèle ROMS Rutgers : Description et valeur des paramètres de la grille NEPD

CONFIGURATION DU MODÈLE ROMS VERSION RUTGERS

### 3.3 Article 1 : Cross-shore transport variability in the California Current : Ekman upwelling vs. eddy dy- namics

Authors : V. Combes<sup>1</sup>, F. Chenillat<sup>2,3</sup>, E. Di Lorenzo<sup>1</sup>, P. Rivière<sup>2</sup>, M. D. Ohman<sup>4</sup> and  
S. J. Bograd<sup>5</sup>

<sup>1</sup> School of Earth and Atmospheric Sciences, Georgia Institute of Technology Atlanta,  
Georgia, USA

<sup>2</sup> LEMAR, Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, UMR6539 CNRS-Ifremer-  
IRD-UBO, Institut Universitaire Européen de la Mer, Plouzané, France

<sup>3</sup> LPO, Laboratoire de Physique des Océans, UMR 6523 CNRS-Ifremer-IRD-UBO, Uni-  
versité de Bretagne Occidentale, Brest, France

<sup>4</sup> Scripps Institution of Oceanography, University of California San Diego, CA, USA

<sup>5</sup> NOAA, NMFS, Southwest Fisheries Science Center, Pacific Grove, CA, USA

#### Abstract

The low-frequency dynamics of coastal upwelling and cross-shelf transport in the Central and Southern California Current System (CCS) are investigated using the Regional Ocean Modeling System (ROMS) over the period 1965-2008. An ensemble of passive tracers released in the numerical model is used to characterize the effects of linear (Ekman upwelling) and non-linear (mesoscale eddies) circulation dynamics on the statistics of advection of coastal waters. The statistics of passive tracers released in the subsurface show that the low-frequency variability of coastal upwelling and cross-shelf transport of the upwelled water mass are strongly correlated with the alongshore wind stress, and are coherent between the central and southern CCS. However, the offshore transport of tracers released at the surface is not coherent between the two regions, and is modulated by intrinsic mesoscale eddy activity, in particular cyclonic eddies. The transport of cyclonic eddies extends with depth and entrains water masses of southern origin, advected by the poleward California Undercurrent (CUC). The CUC water masses are not only entrained by eddies but also constitute a source for the central California upwelling system. The interplay between intrinsic (eddy activity) and deterministic (Ekman upwelling) dynamics

in controlling the cross-shelf exchanges in the CCS may provide an improved framework to understand and interpret nutrients and ecosystem variability.

### 3.3.1 Introduction

The California Current System (CCS) has been extensively studied through several long-term and regional sampling programs and satellite analyses, including physical, chemical and biological analyses. The California Current (CC) is the eastern boundary current of the subtropical North Pacific and is characterized by a broad (1000 km offshore), shallow (surface to 500 m) and relatively slow (mean  $10 \text{ cm s}^{-1}$ ) equatorward flow [Batteen *et al.*, 2003]. In the subsurface on the continental slope, the California Undercurrent (CUC) is a relatively narrow (10-40 km width) and weak ( $2\text{-}10 \text{ cm s}^{-1}$ ) poleward flow centered between 100-300 m depth [Hickey, 1979, 1998]. Despite extensive sampling conducted by the California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations (CalCOFI), the coarse spatial and temporal resolution of the sampling leave us with an incomplete understanding of the cross-shore transport dynamics of surface and subsurface water masses.

On interannual to decadal time scales (referred to as “low-frequency variability” throughout the text), large-scale climate modes such as the Pacific Decadal Oscillation (PDO) [Mantua *et al.*, 1997] and the El Niño-Southern Oscillation (ENSO) are used to explain physical fluctuations in the Northeast Pacific Ocean, through local changes in surface wind stress and poleward coastally trapped Kelvin waves [Enfield, 1987]. Di Lorenzo *et al.* [2008, 2009] also shows that the North Pacific Gyre Oscillation (NPGO) tracks the dominant interannual and decadal variations of salinity and nutrients in the Northeast Pacific. The ecosystem in the CCS, characterized by a high productivity stimulated by the upwelling of cold and nutrient-rich coastal water, also tends to respond to these dominant modes of climate variability. Indeed, ecosystem fluctuations have already been reported in previous studies and found to be related to large-scale climate variations in the North Pacific such as the PDO [Mantua *et al.*, 1997; Chavez *et al.*, 2003; Lavaniegos and Ohman, 2003; Chhak and Di Lorenzo, 2007], ENSO [Bograd and Lynn, 2001], secular warming [Roemmich and McGowan, 1995; McGowan *et al.*, 2003; Lavaniegos and Ohman, 2007] or the NPGO [Di Lorenzo *et al.*, 2008].

The variability of cross-shore transport of coastal water masses is likely to be critical



in understanding ecosystem dynamics because of the potential for offshore transport of nutrients, mass, and organisms. However, little is known about the dynamics controlling interannual and longer-term variability of cross-shelf transport in the CCS. To examine the temporal variability in cross-shelf transport, we use a long-term hindcast of a regional ocean model coupled with a set of passive tracers continuously released at the coast. In order to separate the offshore advection of surface coastal waters from the offshore advection of upwelled coastal water, tracers are released separately both in the surface layer (“surface-released tracer”) and in the subsurface (“subsurface-released tracer”). We use the passive tracer fields to construct proxies for offshore transport, coastal upwelling strength and Ekman transport efficiency. In addition, we divide our analysis domain into the central and southern CCS to examine the extent of south-north exchange through transport of water masses by the surface and subsurface flow.

This paper is organized as follows. Section 3.3.2 describes the model experiments and tracer approach used in this study. Sections 3.3.3, 3.3.4 and 3.3.5 use the passive tracer statistics to focus on the mean, seasonal cycle, upwelling low-frequency variability, cross-shore transport and south-north exchange through the poleward undercurrent. Finally, section 3.3.6 provides a summary and discussion of the Ekman versus Eddy dynamics.

### 3.3.2 Model and Tracer experiment setup

The upwelling variability and offshore transport dynamics are investigated using a three dimensional, free-surface, hydrostatic, eddy-resolving primitive equation ocean model (the Regional Ocean Modeling System; ROMS; *Shchepetkin and McWilliams* [2005]). ROMS, a descendent of S-Coordinate Rutgers University Model (SCRUM), uses orthogonal curvilinear coordinates in the horizontal and terrain-following coordinates in the vertical. A complete report of the model numerics, open boundary conditions and mixed layer parameterizations can be found in *Shchepetkin and McWilliams* [2005] and *Large et al.* [1994]. Among others, *Marchesiello et al.* [2003] and *Di Lorenzo et al.* [2005] have already successfully used ROMS in the CCS eastern boundary current system.

Throughout the study, the CCS is defined as our model domain extending westward from the coast of California to 140°W and northward from 27°N to 42°N (*figure 3.1 b*). The initial and monthly-averaged boundary conditions are obtained from an outer

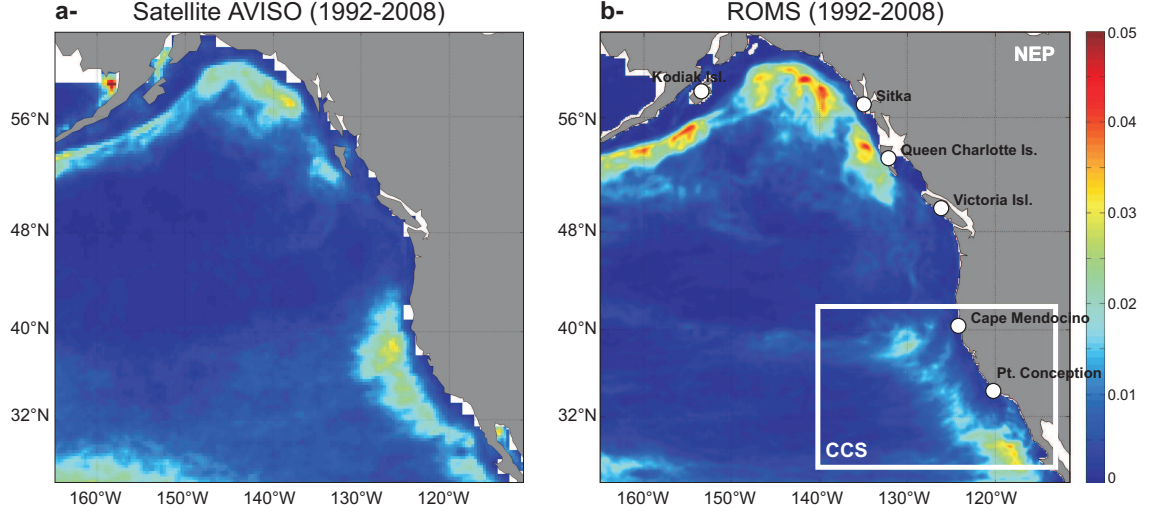


FIGURE 3.1 – Mean eddy kinetic energy ( $\text{m}^2 \text{s}^{-2}$ ) computed from sea surface height for (a) AVISO satellite data and (b) ROMS output for the Northeast Pacific (NEP) outer model grid.

ROMS simulation that encompasses the entire North East Pacific (NEP; *figure 3.1 b*; westward from the coast to 180°W and northward from 25°N to 61°N). The outer experiment, with an average horizontal resolution of 10 km with 30 levels in the vertical, has been forced with 59 years (1950-2008) of monthly-averaged wind stress and surface heat flux forcing from the National Center for Environmental Prediction/National Center for Atmospheric Research reanalysis (NCEP/NCAR; *Kalnay et al. [1996]*; 2.5° resolution) and uses the output of a high-resolution MOM3-based Ocean General Circulation Model (OGCM) code optimized for the Earth Simulator (OFES; *Masumoto et al. [2004]*, *Sasaki et al. [2004]*, *Sasaki et al. [2006]*) for the initial and monthly-averaged boundary conditions. The bathymetry of the region is a smoothed version of ETOPO5 (5-minute gridded elevation data; *NGDC [1988]*). A 59-year spinup run was first performed. The CCS grid uses the same horizontal and vertical resolution as the Northeast Pacific grid, i.e. an average horizontal resolution of 10 km and 30 levels in the vertical, with enhanced resolution near the surface (specified by the stretching parameters  $(\theta_b, \theta_s, h_c) = (0.4, 5, 41 \text{ m})$ ). The model experiment for the CCS uses the NCEP/NCAR reanalysis wind stress and uses the monthly climatologies heat and freshwater fluxes computed from the outer experiment that uses nudging to climatological sea surface temperature (SST) and salinity (SSS). This model configuration with a coarser resolution of 20 km has been used to successfully study the mean, seasonal, interannual and decadal circulations of the California

Current as well as low-frequency fluctuations of temperature, salinity and nutrients in the Northeast Pacific [Marchesiello *et al.*, 2003; Di Lorenzo, 2003; Di Lorenzo *et al.*, 2008, 2009; Chhak *et al.*, 2009]. By increasing the resolution to 10 km, we better resolve the eddy and upwelling dynamics in this region. **Figure 3.1** compares the mean Eddy Kinetic Energy (EKE) between the model output and satellite AVISO data for the period 1992-2008. In particular, the California Current System shows high value offshore both in the model and satellite data. However, this value seems to be underestimated by the model simulation, possibly because the 10 km model resolution does not capture all the energetic submesoscale dynamics [Capet *et al.*, 2008a] and the monthly resolution of the wind forcing lacks the eddy energy forced by high-frequency winds. Although a 10 km model resolution forced by the NCEP winds does not allow a complete resolution of the submesoscale details and intensity of coastal upwelling (Pickett and Paduan [2003]; using Coupled Ocean/Atmospheric Mesoscale Prediction System data set), it has been shown that this model configuration does capture the large-scale low-frequency variations of upwelling in the CCS [Di Lorenzo *et al.*, 2008]. Based on these previous findings a 10 km resolution seems appropriate to capture the statistics of larger-scale geostrophic eddies and offshore transport, allowing us to avoid long-term integrations of higher resolution (*e.g.* 5 km) ocean models. It is important and necessary to note that this study disregards higher resolution (<10 km) processes, occurring in the high-frequency domain (this study focuses on the interannual and decadal variability). In particular, we acknowledge that some transport contributions will be omitted such as submesoscale eddy transport [Capet *et al.*, 2008a].

The CCS is a highly productive region, resulting from a strong coastal upwelling [Barber and Smith, 1981]. Following the approach of Combes *et al.* [2009], who studied the upwelling and cross-shelf transport variability in the Gulf of Alaska circulation, we introduce a passive tracer advection-diffusion equation with a decay term :

$$\frac{\partial P}{\partial t} + u \cdot \nabla P = K_{H_P} \nabla_H^2 P + \frac{\partial}{\partial z} \left( K_{V_P} \frac{\partial P}{\partial z} \right) - \frac{P}{\tau} + Q \quad (3.1)$$

where  $P$  is the passive tracer concentration,  $K_{H_P} = 5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$  is the horizontal diffusivity,  $K_{V_P}$  is the vertical diffusivity obtained by a KPP scheme (Large *et al.*, 1994),  $Q$  a time independent source term and  $\tau$  is the decay timescale set to 1 year (needed to avoid an infinite growth of passive tracer concentrations in the model domain interior). To

characterize the transport and upwelling of subsurface nutrient-rich water, we choose the source term ( $Q$ ) such that the passive tracer ( $P$ ) is set to 1 in the coastal region, illustrated by the white rectangles on each figure (from the coast to 60 km offshore), and in the subsurface from 150 to 250 m depth. To separate the upwelling regions north and south of Pt. Conception ( $34.45^\circ\text{N}$ ), we use two independent tracers, released in the central (“northern tracer”) and southern CCS (“southern tracer”). This configuration allows us to explore and quantify the alongshore exchanges. Since each tracer is continuously released in the subsurface, the concentration of each tracer found at the surface will be considered a measure of upwelling. To illustrate the passive tracer approach, *figures 3.2a-b-d* show the distribution of a passive tracer after fifty-seven years of model integration (March 2007), which was continuously released in the southern subsurface region (white hatched box on *figure 3.2a*). The tracer concentration at 170 m (*figures 3.2a-b*) clearly shows a westward and northward advection of the southern water masses.

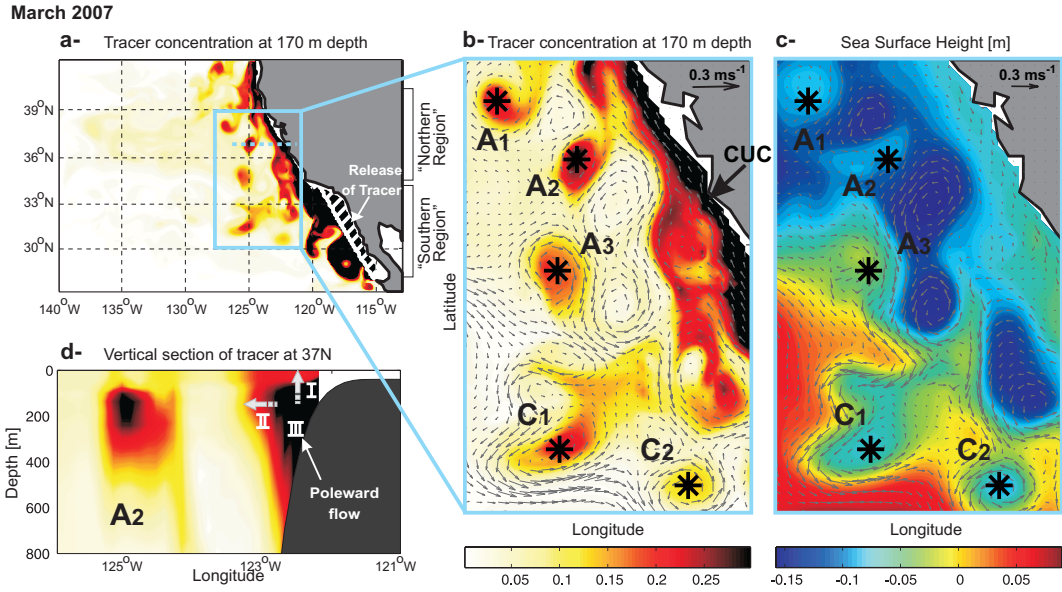


FIGURE 3.2 – SUBSURFACE-released tracer experiment (southern tracer). Hatched white box in panel (a) indicates the region where the tracer has been released. (a-b) Tracer concentration at 170 m depth for March 2007, (c) sea surface height for the same time. “A” and “C” on panels (b) and (c) highlight anticyclonic and cyclonic circulations, respectively. Arrows correspond to ocean currents at (b) 170 m depth and (c) the sea surface. (d) Vertical tracer section along the blue dashed line on panel (a). The white inshore section in (d) corresponds to the masking of the model grid.

Using these tracer maps we diagnose the alongshore and cross-shore exchanges. The vertical section (*figure 3.2d*) illustrates the importance of mesoscale eddies in the transport of coastal water to the offshore region (high tracer concentration), in this case of CUC subsurface waters. *Figures 3.2b* and *c* (SSH) also indicates that both cyclonic (“C”; negative SSH spatial anomaly) and anticyclonic (“A”; positive SSH spatial anomaly) eddies entrain and transport coastal water in their core, although we show that most of the tracer is advected offshore by cyclonic rather than anticyclonic eddies. Throughout the text and figures, the significance of correlations is estimated based on the probability density function (PDF) of the cross-correlation coefficients between 2 time series s1 and s2. The PDF is built by computing the correlation of 2500 random pairs of time series that possess the same autocorrelation of s1 and s2.

### 3.3.3 Mean and Seasonal Cycle

This study aims to quantify the low-frequency dynamic of the cross-shore and alongshore transport in the CCS. As explained in the previous section, the approach to this problem is to use a regional ocean model and follow the fate of a set of passive tracers. The source of the tracers is in the subsurface along the southern and central/northern California coast (hereafter referred as “southern region” and “northern region”) so that the tracer’s concentration found at the surface corresponds to upwelled coastal water masses.

The first row in *figure 3.3* shows the mean tracer concentration at the surface of the subsurface-released tracer in the northern (1<sup>st</sup> column) and southern (2<sup>nd</sup> column) regions. Therefore, *figure 3.3* shows how much of that tracer has upwelled, averaged over the time of integration. For the northern tracer, we find that, on average, the tracer is advected offshore after it has upwelled at the coast, consistent the annual mean upwelling-favourable alongshore wind stress (*figure 3.3c*; defined as the alongshore wind stress averaged from the coast to 50 km offshore). In contrast, for the southern tracer release, we observe a more uniform coastal upwelling along the entire coast indicating that, in addition to a southern upwelling, the poleward alongshore transport of southern water masses is an important exchange mechanism between the southern and central CCS. These exchange dynamics will be explored in more depth in a later section to show how the southern subsurface tracer is predominantly advected by the subsurface poleward

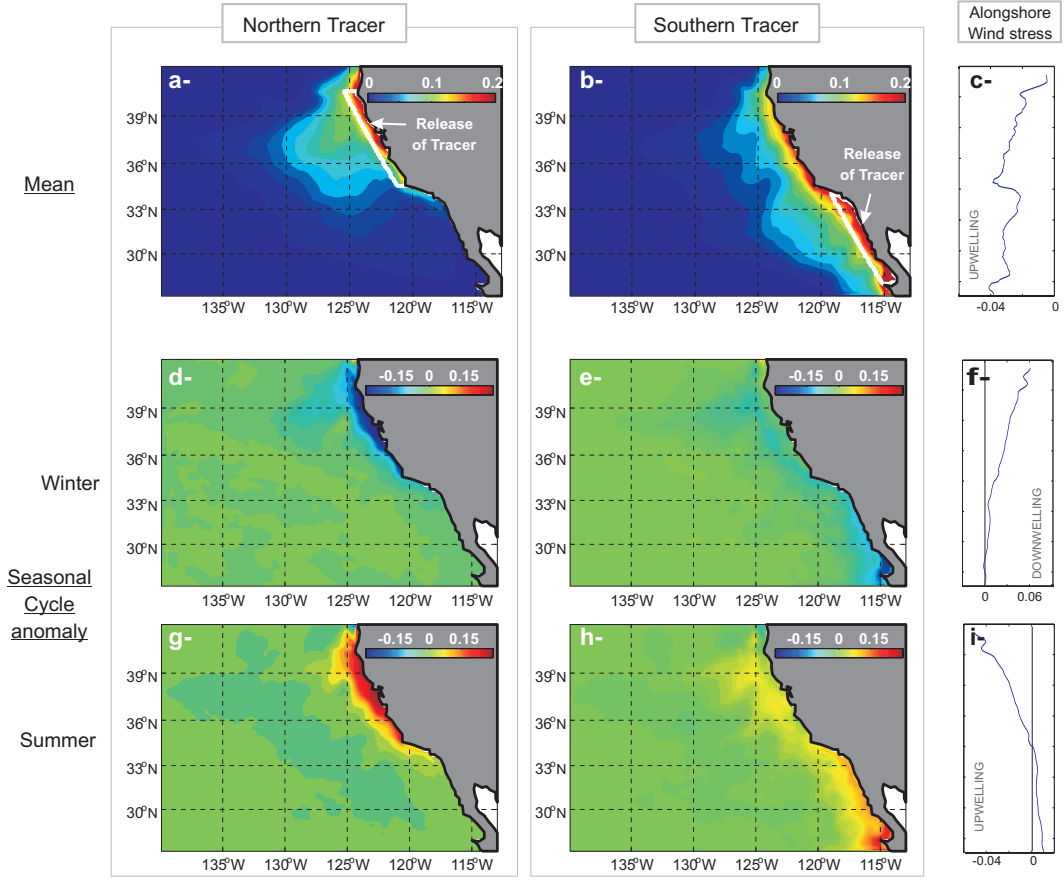


FIGURE 3.3 – *SUBSURFACE*-released tracer experiments. White boxes indicate the regions where the tracer has been released in the subsurface. Mean (a-b) and seasonal cycle anomaly (winter : d-e ; summer g-h) of the northern tracer appearing at the surface (first column) and the southern tracer at the surface (second column). Note the different colorbars. (c), (f) and (i) indicate latitudinal variation of the NCEP alongshore wind stress in  $N\ m^{-2}$ .

flow (CUC) towards the central/northern upwelling region where it ultimately reaches the surface.

We now concentrate on the seasonal variability ( $2^{nd}$  and  $3^{rd}$  rows on *figure 3.3*), defined as the anomaly from the mean ( $1^{st}$  row on *figure 3.3*). During the winter season (December-January-February), negative tracer anomalies are found in the northern region, meaning that less upwelling occurs, while in the southern region less evident upwelling takes place. During summer (June-July-August), the opposite patterns are observed, with a stronger (departure from the mean) upwelling in the northern region (positive tracer anomalies). The intensification of upwelling during summer in the northern region can be tracked both with the tracer injected in the north (which directly upwells at the coast) and also with the tracer injected in the south (advected by the subsurface poleward flow and upwelled in the northern region during summer). This view of the seasonal upwelling variability, given by the passive tracer approach, is consistent with the seasonal variability anomaly in the alongshore wind stress ( $3^{rd}$  column in *figure 3.3*). The alongshore wind stress anomaly shows a strong seasonal variability, in particular in the northern region, with an upwelling favourable anomaly during summer (negative alongshore wind stress anomaly). The summer anomaly of the southern tracer (*figure 3.3h*) shows nevertheless a weak upwelling anomaly while the alongshore wind stress anomaly (*figure 3.3i*) is associated with a downwelling condition. That inconsistency appears from the fact that the stronger upwelling-favorable in the southern region wind occurs in spring, bringing subsurface tracer anomaly to the surface during late spring. The tracer concentration anomaly observed during summer therefore corresponds to the remaining tracer upwelled few months ago (in spring).

### 3.3.4 Interannual variability of upwelling and eddy cross-shelf transport

To explore the link between upwelling dynamics and cross-shore transport on the interannual timescale, we remove the climatological monthly means from the tracer fields. *Figure 3.4c* shows the time series of the subsurface-released tracer averaged at the surface over the white box labelled 1 in *figures 3.4a* and *b* (above the region where the tracer is released), both for the tracer injected in the southern region (green line) and

northern region (blue line). These time series (*figure 3.4c*) illustrate the amount of subsurface water that upwells into each box. Both regions exhibit low-frequency variability, raising the question whether these two upwelling centers are coherent and whether the response is consistent with Ekman dynamics. *Figure 3.4c* indicates that there is in fact a strong coherence in the upwelling between those two regions with a significant correlation ( $R=0.59$ ) between the tracer concentration averaged over the white box of the northern region (blue line) and southern region (green line). This result is consistent with the finding of *Lavaniegos and Ohman* [2007] that approximately half of the interannual variability of mesozooplankton is coherent between these two regions. To address the second question concerning whether this upwelling is consistent with Ekman dynamics, we compare the tracer time series from *figure 3.4c* with the time series of alongshore wind stress (averaged over the white box; *figures 3.4d-e*). We find that the interannual variability in the passive tracer concentration and alongshore wind stress are significantly correlated for the northern region with a significant correlation ( $R=0.45$ ;  $R=0.78$  using a 1-year lowpass filter on the time series) and a weaker but still significant correlation ( $R=0.31$ ;  $R=0.47$  using a 1-year lowpass filter on the time series) for the southern region. Previous studies have suggested that upwelling dynamics in the central and southern California are linked to large-scale climate variability, and in particular with the mode of climate variability associated with the NPGO [*Di Lorenzo et al.*, 2008]. In our model experiment, we also find significant correlation (0.40 for the northern region and 0.26 for the southern region) between the tracer time series and the NPGO index (*figures 3.4f-g*). However, neither the PDO mode nor the ENSO mode significantly explains the variability of tracer concentration found at the surface.

Having described how much subsurface coastal water reaches the surface (upwelling), we now examine if upwelling is a good indicator of how much tracer is advected in the cross-shore direction. To address this question, at various transects with increasing distance from the coast to the offshore (white lines on *figures 3.4a-b*), we compute the time series of the amount of tracer reaching those transects (*figures 3.4h-i*). Both in the northern and southern regions, there are a significant correlation between the tracer concentration time series at each transect, suggesting that the upwelled coastal water is advected in the cross-shore direction.

In order to compare these results with the surface transport dynamics, a similar tracer ex-



VARIABILITÉ DU TRANSPORT DANS LE SYSTÈME DU COURANT DE CALIFORNIE :  
EXPÉRIENCE DE TRACEURS PASSIFS

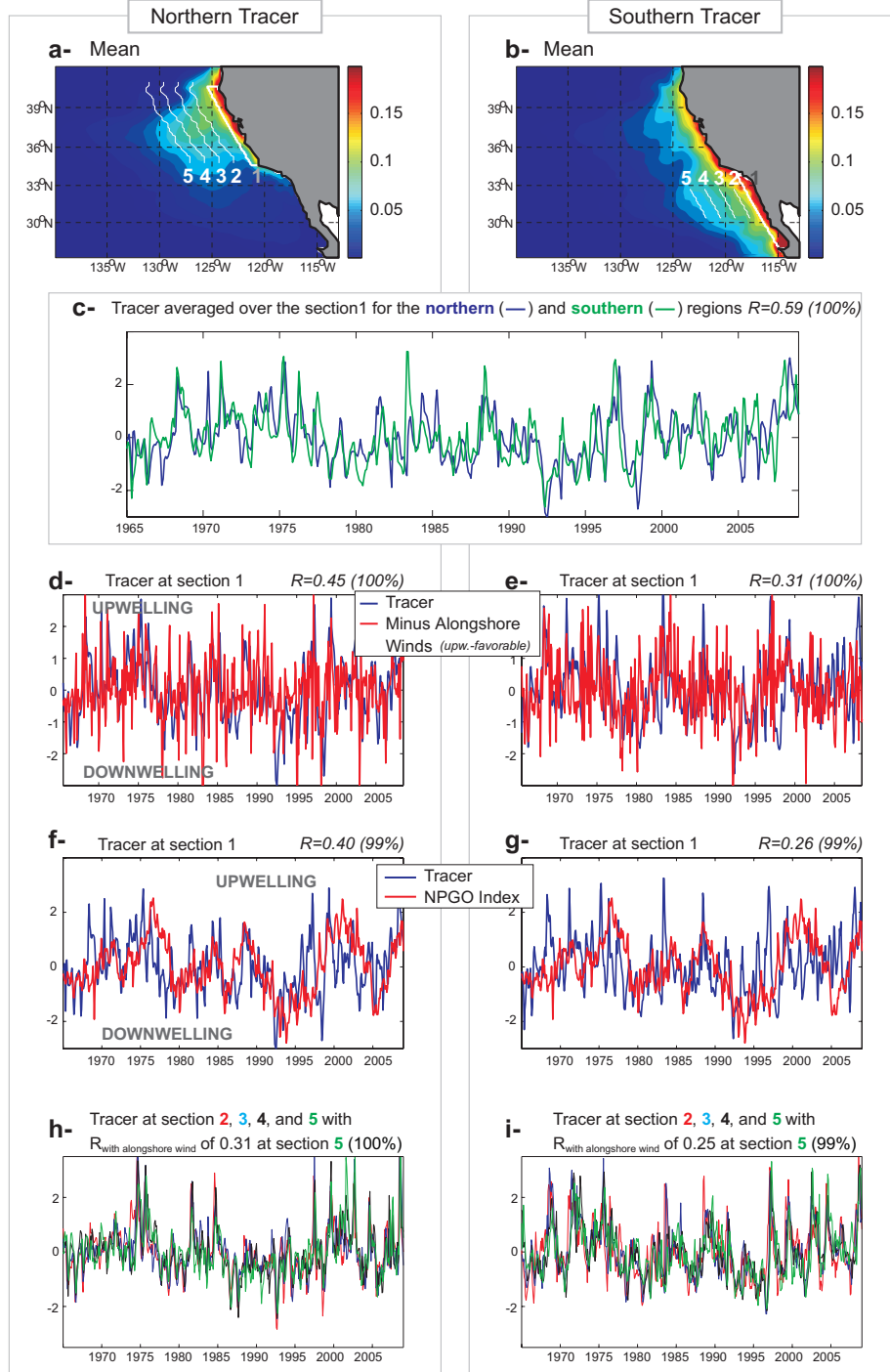


FIGURE 3.4 – SUBSURFACE-released tracer experiments. All time series are anomalies from the seasonal cycle and normalized. Mean northern (a) and southern (b) tracers at the surface, as in figure 3.3. (c) Time series of tracer anomaly averaged over the section 1 (coast) and at the surface for the northern (blue) and southern (green) regions. Tracer anomaly averaged over section 1 is compared with (d-e) alongshore wind stress anomaly and (f-g) NPGO index. (h-i) show tracer anomaly averaged over each of transects 2-5 (panel a-b), together with correlations with the alongshore wind stress. Significance of correlations is shown in parentheses.

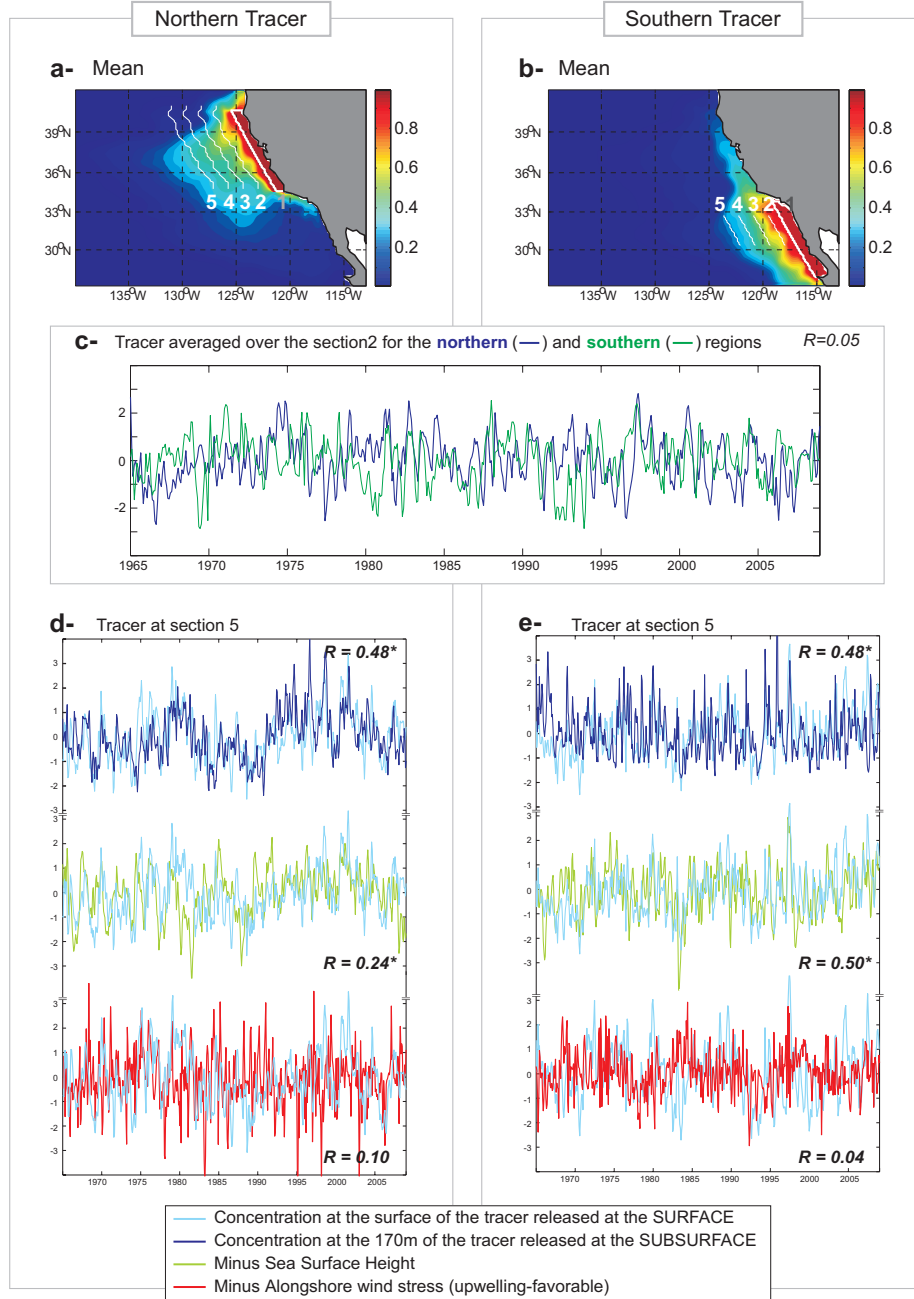


FIGURE 3.5 – SURFACE-released tracer experiments. All time series are anomalies from the seasonal cycle and normalized. (a) Mean northern tracer and (b) mean southern tracer. (c) Times series of tracer averaged over section 2 for the northern (blue) and southern (green) tracers. Concentration at the surface of the tracer released at the surface (light blue) compared with the concentration at 170 m depth of the tracer released at the subsurface (dark blue line), sea surface height (green) and alongshore wind stress (red), averaged over section 5. ( \* indicates a significance > 99%).

periment was performed, in which the same tracer was released directly in the surface layer (first 100 meters) rather than the subsurface, thus removing the upwelling component. The mean spatial distribution of northern and southern surface-released tracer concentrations (*figures 3.5a-b*) are similar to the mean subsurface-released tracer concentrations (*figures 3.4a-b*). The primary difference with the means of the subsurface-released tracer (*figures 3.4a-b*) is that the surface tracer does not show the strong south-to-north displacement that was apparent in the subsurface tracer entrained in the poleward undercurrent (compare *figure 3.4b* with *figure 3.5b*). If we now consider the temporal variability of the northern and southern surface-released tracers at transect 2 (the anomaly over the white box labelled 1 being zero as it corresponds to the tracer released region), we find no correlation between their times series (*figure 3.5c*;  $R=0.05$ ), indicating that the offshore advection of coastal water parcels is no longer coherent between the southern (green line) and northern regions (blue line). This raises the question of what dynamics control surface transport. There is evidence to suggest that mesoscale eddies, principally generated by baroclinic instability of upwelling and alongshore currents [Marchiesello *et al.*, 2003] or by the instability of Rossby waves [LaCasce and Pedlosky, 2004], play an important role in the offshore transport dynamics [Washburn *et al.*, 1993]. If we compare the concentration of surface-released tracer (*figures 3.5d-e*; light blue) and the negative SSHa (*figures 3.5d-e*; red blue), averaged over transect 5, we find a significant correlation coefficient of 0.24 (northern tracer) and 0.50 (southern tracer). *Figures 3.5d-e* also indicate that the surface offshore transport of surface coastal water (light blue line) is significantly correlated with the subsurface offshore transport of subsurface coastal water (dark blue line).

To further illustrate both surface (light blue) and subsurface (dark blue) transport by mesoscale eddies, *figure 3.6* shows a composite analysis of vorticity (*figures 3.6c-d*), SSH (*figures 3.6e-f*) and tracer concentration (*figures 3.6g-h*) anomalies during times when vorticity anomalies (*figures 3.6a-b*; at white star on *figures 3.6c-d*) are greater than  $3 \cdot 10^{-6} \text{ s}^{-1}$  (red line; the standard deviation being  $2.9 \cdot 10^{-6} \text{ s}^{-1}$  for the time series in *figure 3.6a* and  $2.7 \cdot 10^{-6} \text{ s}^{-1}$  for the time series in *figure 3.6b*). The SSHa and tracer composite maps imply that high vorticity anomalies are mainly associated with cyclonic eddies (vectors correspond to surface current composite, where vectors are only plotted for positive vorticity or negative SSH composites). The vertical sections of tracer

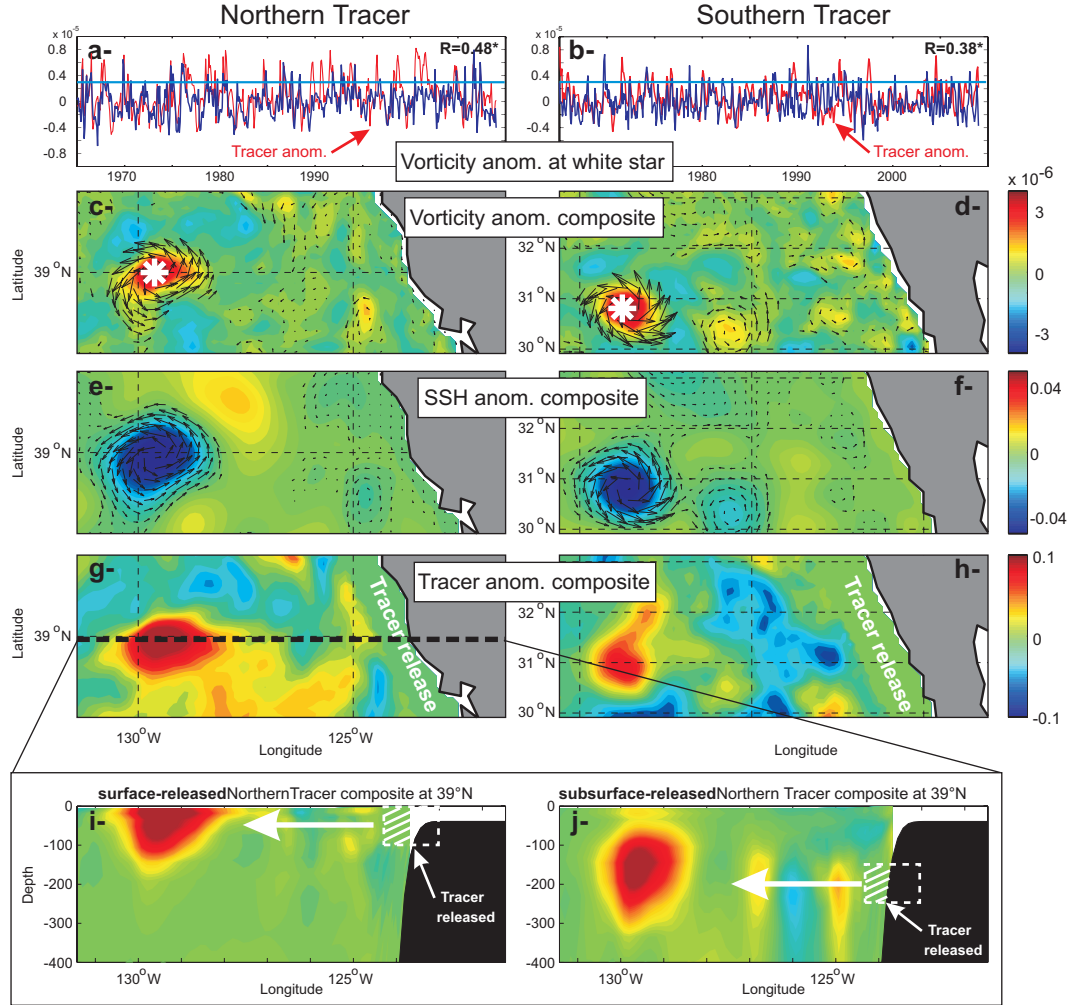


FIGURE 3.6 – Surface composite maps of vorticity (c-d, [ $s^{-1}$ ]), SSH (e-f, [m]), and surface-released tracer (g-h) anomalies during times when vorticity (a-b, [ $s^{-1}$ ]), at the location of the white star, is greater than  $3 \cdot 10^{-6} s^{-1}$  (above red line). (a-b) also compare the time series of Vorticity (blue line) and Tracer concentration (red line). (i) and (j) show the composite maps of surface-released and subsurface northern tracers across the black dashed line on (g).

composite also reveal that the transport by cyclonic eddies extend deep in the vertical, transporting both surface-released and subsurface-released tracer offshore (*figures 3.6i-j*). Similar patterns are observed in both the northern (first column on *figure 3.6*) and southern (second column on *figure 3.6*) regions. However, as shown in figure 2b, particular events (March 2007) illustrate that anticyclonic eddies (“A1”, “A2” and “A3”) also transport coastal water (positive tracer concentration). The scatter plots in *figures 3.7a-b* show the relationship between tracer concentration anomalies (from the surface-released tracer) and Okubo-Weiss parameter for each time and point along the transect #5. The Okubo-Weiss parameter (OW) has been widely used to detect eddies in the ocean [Sangra *et al.*, 2009; Isern-Fontanet *et al.*, 2006], defined by :

$$OW = \underbrace{\left[ \frac{\partial u}{\partial x} - \frac{\partial v}{\partial y} \right]^2}_{S_n} + \underbrace{\left[ \frac{\partial v}{\partial x} + \frac{\partial u}{\partial y} \right]^2}_{S_s} - \underbrace{\left[ \frac{\partial v}{\partial x} - \frac{\partial u}{\partial y} \right]^2}_{\omega} \quad (3.2)$$

where  $S_n$ ,  $S_s$  and  $\omega$  are respectively the normal and shear components of the strain, the relative vorticity and the zonal and meridional component of the surface velocity. In previous studies [Chelton *et al.*, 2007] a threshold value of  $OW \leq -2.10^{-12} \text{ s}^{-2}$  was taken to define eddies. For our analyses, the threshold value is set to  $-10^{-11} \text{ s}^{-2}$  to be consistent with the square value of the vorticity threshold used on *figures 3.6a-b* ( $3.10^{-6} \text{ s}^{-1}$ ). The statistics nevertheless do not change significantly using a lower Okubo-Weiss threshold. For  $OW < -10^{-11} \text{ s}^{-2}$  and  $|\text{Tracer anomaly}| > 0.1$ , *figures 3.7a-b* also separate cyclonic (red circles; positive vorticity) from anticyclonic (blue circles; negative vorticity) events. It clearly shows that most of the eddies transporting coastal waters (positive tracer concentration) are cyclonic (78% in the northern region and 94% in the southern region). This is consistent with the composite analyses described previously, and also points out that some of the tracer can be carried by anticyclonic eddies (blue circles), as expected from *figure 3.2b*. This could also explain part of the low (but significant) correlation in *figure 3.5d* between tracer concentration and SSHa (anticyclonic having a positive SSHa). Note that most of the anticyclonic eddies transport negative tracer anomalies offshore (73% in the northern region and 85% in the southern region), meaning that anticyclonic eddies are less significant than cyclonic eddies in their contribution to the offshore export.

To illustrate the spatial pattern associated with the scatter plots in *figure 3.7b*, *figures*

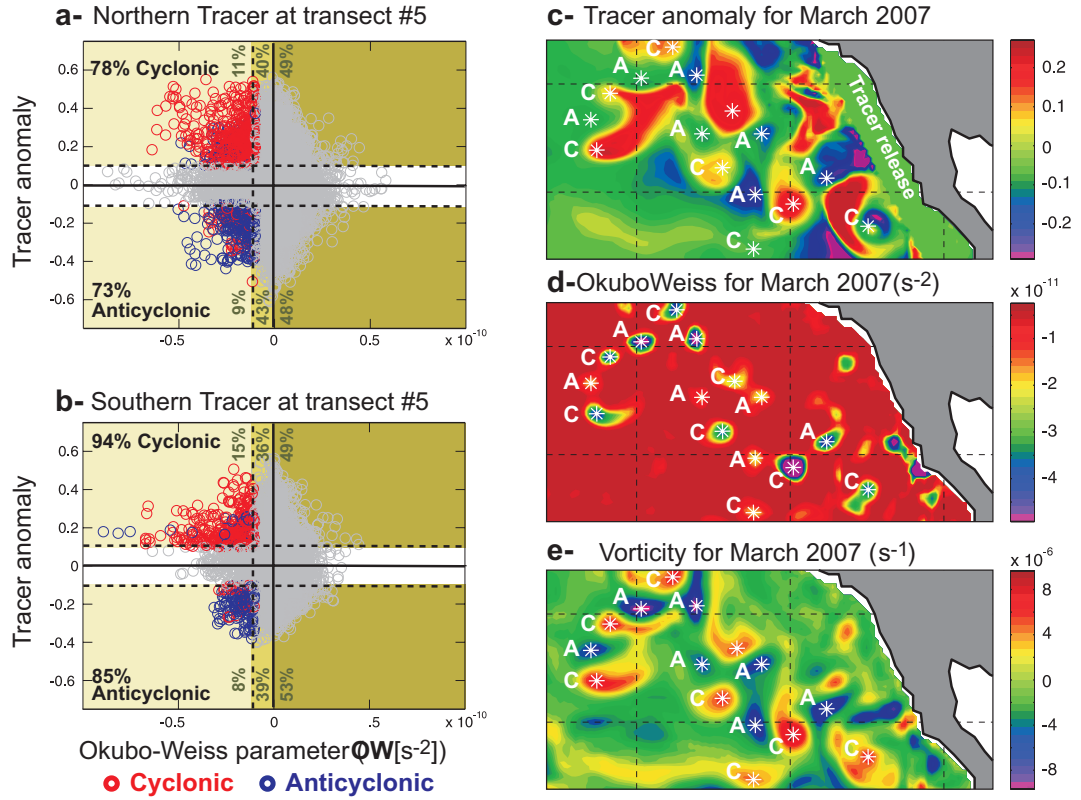


FIGURE 3.7 – Okubo-Weiss parameter vs. surface-released tracer anomaly at transect 5 at the surface, both in the (a) northern and (b) southern regions. A red (blue) circle corresponds to cyclonic (anticyclonic) circulation. Green percentages correspond to the fraction of circles inside each green box for all tracer anomalies greater than 0.1 or less than -0.1. Snapshot of (c) tracer, (d) Okubo-Weiss parameter, and (e) vorticity anomalies for March 2007. “C” and “A” indicate cyclonic and anticyclonic circulation, respectively.

**3.7c-d-e** compare southern tracer, Okubo-Weiss parameter and vorticity anomaly fields for the month of March 2007. This comparison highlights a horizontal transport of positive (negative) tracer anomaly by cyclonic (anticyclonic) eddies, where positive (negative) tracer anomaly is associated with a stronger (weaker or zero) transport of coastal water masses.

### 3.3.5 The poleward undercurrent

Although a modelling (ROMS) study conducted by *Rivas and Samelson* [2010] shows that the poleward undercurrent (CUC) plays surprisingly a small role as a direct source of Oregon upwelling water, *Chhak and Di Lorenzo* [2007; also using the ROMS ocean model] use adjoint passive tracers to track the origin of upwelled water masses in the CCS and show that while much of the upwelled waters at shallow depth come from off-shore regions and from the north, at depths of around 200 m the CUC influences the properties of the upwelled waters with southern originated waters. Similar to *Chhak and Di Lorenzo* [2007], a fraction of our model tracer released in the subsurface southern region is subsequently found in the northern region. **Figure 3.8d** presents the vertical section of the mean southern tracer at 35°N (white line on **figure 3.8c**; no tracer has been released at that latitude). It shows a strong subsurface south-north exchange (positive value) and the signature of the CUC. An Empirical Orthogonal Function (EOF) analysis of the anomalous passive tracer concentration at the surface shows that, while the first mode of variability is mainly associated with the southern California upwelling region (not shown here; explaining 24% of the variance), the second mode of variability (**figure 3.8a** which explains 16% of the variance) corresponds to upwelling occurring in the central/northern region (the dominant upwelling region). The principal component (grey line on **figure 3.8b**; PC2), which exhibits a low-frequency variability, is nevertheless uncorrelated ( $R=0.04$ ) with the alongshore surface wind stress (red line on **figure 3.8b**) in the northern region. This suggests that the amount of tracer that upwells in the northern region is also controlled by the magnitude of the CUC transport. To be consistent with **figure 3.4d**, we now use the averaged tracer (blue line on **figure 3.8e**) over the northern region (dashed black line on **figure 3.8c**) to define the amount of southern tracer that is upwelled in the northern region (highly correlated with the PC2;

$R=0.76$ ).

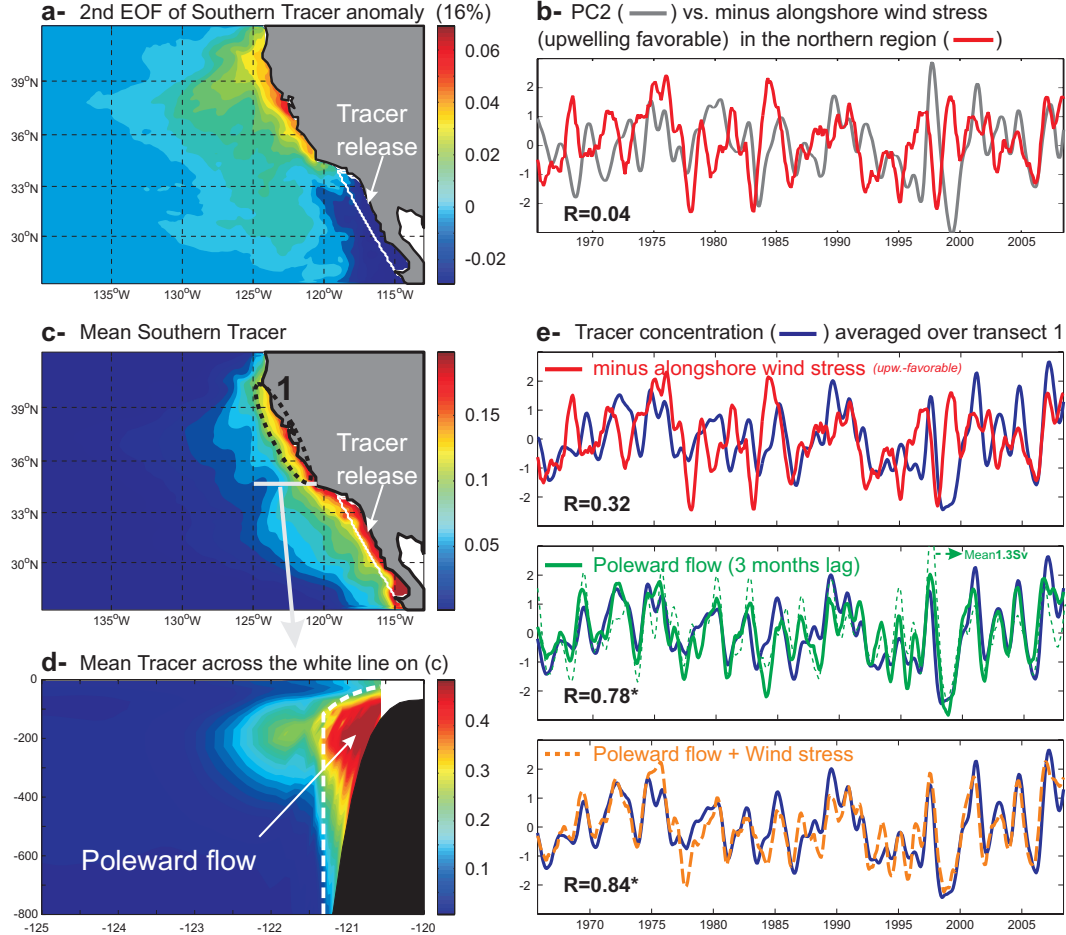


FIGURE 3.8 – Tracer is released in the SUBSURFACE and in the SOUTHERN region. Time series are anomalies and normalized. 2nd EOF (a) and Principal component (b; grey line) of that tracer. (c-d) mean tracer at the surface and across the white line in (c). (e) compares the tracer at the surface in the northern region (blue) with the alongshore wind stress (red) and with the strength of the poleward flow (green; defined as the tracer averaged over the surface delimited by the white dashed line in (b) - dashed green : defined as the meridional transport averaged over the region where  $\text{Tracer} > 0.3$ ). Orange dashed line represents a linear model of poleward flow (green line) and alongshore wind stress (red line).

While the upwelling of the tracer released in the northern region is strongly modulated by the wind stress (seen previously on *figure 3.4d*;  $R=0.78$  for 1-year lowpass filtered time series), the upwelling of the tracer released in the southern region (*figure 3.8e*; blue line), which is first advected by the CUC, is now weakly correlated with the surface wind stress (*figure 3.8e*; red line). That would also confirm that the strength of CUC plays an important role in the amount of tracer upwelled in the northern region. If we



define the strength of the CUC as the tracer averaged in the vertical from the coast to the white dashed line on *figure 3.8d*, *figure 3.8e* shows that the tracer upwelled in the northern region (blue line) is indeed strongly modulated by the poleward flow ( $R=0.78$ ; green line) rather than the variability of the alongshore wind stress ( $R=0.32$ ; red line). Furthermore, a linear combination (orange line) of the strength of the poleward flow and the strength of the alongshore wind stress explains 71% ( $R=0.84$ ) of the variability of the upwelled water originating in the southern region (blue line). Therefore, understanding the dynamics and interannual variability of the subsurface poleward flow is essential to better characterize upwelling variability. Note that a lowpass filter was applied to the time series on *figure 3.8e* for better clarity. However, the same conclusion can be made from the raw data. Indeed, while for the filtered data the correlation coefficients are  $R=0.32$  (tracer vs minus alongshore wind stress),  $R=0.78$  (tracer vs poleward flow) and  $R=0.84$  (tracer vs poleward flow + wind stress), the correlation coefficients become respectively  $R=0.20$ ,  $R=0.62$  and  $R=0.66$  for the unfiltered data. From a transport point of view, the strength of the CUC defined as the meridional transport (averaged over the region where  $\text{Tracer} > 0.3$ ; green dashed line) exhibits a similar temporal variability than the CUC defined using the tracer concentration (green line) with an annual mean of 1.3 Sv.

The model conditions in March 2007, depicted in *figure 3.2*, serve to summarize our findings. Since no tracer has been injected north of  $34^\circ\text{N}$ , the vertical section of tracer at  $35^\circ\text{N}$  (*figure 3.2d*) shows the signature of the subsurface poleward flow (labelled “II”) at the coast. This water, originating in the CUC, is characterized by high nutrients, high salinity, and low oxygen [Hickey, 1998] and is either (1) upwelled at the coast (labelled “T”) or (2) advected offshore (labelled “II”). *Figures 3.2b-c* again show that this specific coastal water (high positive tracer concentration on *figure 3.2d*) is transported in the subsurface within the cores of cyclonic eddies suggesting an important impact on the pelagic ecosystem via the transport of nutrients and planktonic organisms. It is therefore critical to understand the dynamics of the cross-shore transport and especially mesoscale physical processes (*e.g.* thermocline eddy statistics) in order to predict how the ecosystems will respond to changes in atmospheric and ocean states both at the coast and in the open ocean.

### 3.3.6 Summary and conclusions

In this study, we use the Regional Ocean Modeling System (ROMS), forced by NCEP/NCAR reanalysis wind stress, to simulate the dynamics of the California Current System (CCS) and analyze the 44 years transport variability of the system from 1965 to 2008. We have shown that 10 km spatial resolution captures the mean large-scale features of the mesoscale activity in this region and also captures the key characteristics of eastern boundary systems such as the subsurface poleward flow. Nevertheless, it is noteworthy that the 10 km resolution experiment disregards submesoscale dynamics. By comparing five CCS high resolution experiments (12, 6, 3, 1.5, and 0.75 km spatial resolution), *Capet et al.* [2008a] show a submesoscale transition occurring in the eddy variability as the horizontal grid scale is reduced to  $O(1)$  km. In particular, they found that although this transition has no significant impact on the dominant mesoscale flow structures and horizontal eddy fluxes, the submesoscale vertical velocity is much stronger than the mesoscale one.

Our numerical simulations also present a method to track nutrient-rich coastal waters as they propagate toward the gyre interior. The vertical and cross-shore transports of coastal water masses have been explored using a passive tracer continuously released at the coast. We find that the cross-shore transport of nearshore waters is linked to both linear (Ekman upwelling) and non-linear (mesoscale eddies) dynamics. A conceptual summary of the model dynamics and findings from the passive tracer approach is presented in **figure 3.9**. The Ekman upwelling dynamics exert the primary control on the surface cross-shelf transport of water masses that have a subsurface origin along the coast. For example the fate of the offshore surface transport of subsurface nutrient rich water is linked predominantly to changes in upwelling favourable winds (**figure 3.4**). The eddy field exert a strong control on the net horizontal cross-shelf surface transport (**figures 3.5-3.6-3.7**), specifically the cyclonic eddies as evident from the combined statistics of passive tracers and the Okubo-Weiss parameter (**figure 3.7**). The transport of eddies extends deep in the water column and entrains subsurface coastal water masses of southern origin advected by the poleward California Undercurrent.

Both upwelling and eddy processes have already been mentioned by *Plattner et al.* [2005] in the context of nitrogen transport. On interannual time scales, the nitrogen concentration at the surface has been observed to be correlated with the North Pacific Gyre

Oscillation (NPGO; *Di Lorenzo et al.* [2008]). In our study, the NPGO has also been found to modulate the upwelling and offshore advection of tracer released in the subsurface. The present modeled passive tracer released in the subsurface can be considered a proxy for transport of quantities such as silicic acid, nitrate, oxygen, or passive planktonic organisms of coastal origins, all of which are important biogeochemical variables that are critical for explaining variability of the CCS ecosystem. Based on these findings, the cross-shore gradients of biological variables observed in previous studies (*e.g.* *Bernal* [1981] and *McGowan* [1996]) may be explained by the interplay between Ekman and eddy transport dynamics (**figure 3.9**), where Ekman dynamics control the gradient of biological variables that rely on subsurface nutrients, and eddy dynamics modulate the gradient of biological quantities such as zooplankton or fish larvae that possess life-cycles that are more sensitive to changes in upper ocean advection.

In addition to a cross-shore exchange, previous studies have also highlighted a northward gradient of physical, chemical and biological properties in the central and southern CCS [*Bernal* 1981; *McGowan* 1996; *Venrick*, 2002; *Ware and Thomson*, 2005]. Our results (**figure 3.8**) provide evidence that the central CCS (north of the Southern California Bight) is enriched by subsurface coastal water originating in the southern CCS and transported in the core of the subsurface poleward flow and transported offshore by mesoscale eddies both at the surface and in the subsurface.

Considering carefully the separate and additive contributions of Ekman upwelling and eddy transport dynamics, including the north-south coherence, may improve our understanding of retention/loss of nutrients and organisms in the coastal upwelling region and its consequences for long-term variability of the pelagic ecosystem.

### 3.4 Conclusion

Cette étude a permis de caractériser et quantifier la variabilité à basse fréquence de l'upwelling et du transport horizontal dans le système du Courant de Californie, par une approche numérique utilisant le modèle de circulation océanique ROMS couplé à un modèle de traceur passif. Les résultats montrent que les variabilités à long terme de l'upwelling de la région centrale (CCCS) et de la région du sud (SCCS) sont cohérentes entre elles et sont en partie expliquées par le signal NPGO, et ce d'une manière plus

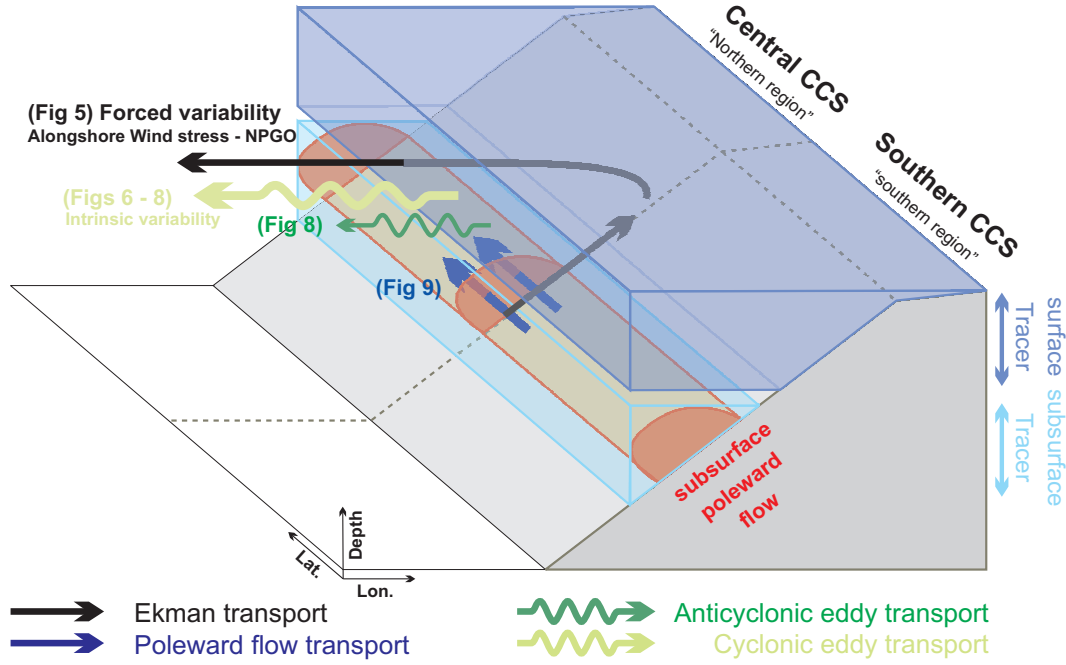


FIGURE 3.9 – Conceptual Summary - Ekman vs Eddy Transports

marquée dans le CCCS que dans le SCCS. Les mécanismes d'advection horizontale cross-shore, des eaux côtières vers le large, sont de deux types : le transport d'Ekman induit par les vents parallèles à la côte, fortement corrélés avec le signal NPGO ; et le transport par les tourbillons générés à la côte, principalement de nature cyclonique. L'advection horizontale alongshore, de la région sud vers la région centrale du CCS, est assurée par le Sous-Courant de Californie (CUC). Les eaux de subsurface de la région sud transportées par le CUC vers la région centrale peuvent soit être upwellées, soit être détachées de la côte par des structures tourbillonnaires pendant leur transit et être transportées vers le large en subsurface.

Nous avons montré que la variabilité du vent, qui conditionne la variabilité du transport côte-large des éléments côtiers upwellés, est clairement reliée au signal climatique NPGO. Le traceur utilisé dans cette expérience peut conceptuellement être assimilé aux nutriments qui enrichissent les eaux côtières en surface dans la région d'upwelling et constituent la base du réseau trophique marin. Toutefois, la durée de vie du traceur passif dans le modèle étant bien plus longue que celle de ces nutriments, ce traceur est d'avantage assimilable à l'ensemble de la chaîne trophique, en d'autres termes, à l'azote total de

l'écosystème. Comme nous l'avons vu dans l'introduction générale, plusieurs études récentes [Di Lorenzo *et al.*, 2008, 2009 ; Sydeman *et Thompson*, 2010] ont montré le rôle des vents d'upwelling sur la variabilité à basse fréquence des concentrations en nutriment, en chlorophylle *a* et sur les niveaux trophiques supérieurs, et surtout la corrélation de cette variabilité au signal NPGO [Di Lorenzo *et al.*, 2008, 2009 ; Sydeman *et Thompson*, 2010]. C'est dans ce contexte que s'inscrit la suite de notre étude avec l'objectif de comprendre l'effet de la variabilité à basse fréquence liée à NPGO (et ses répercussions sur l'upwelling et le transport cross-shore) sur l'écosystème planctonique, non seulement à la côte mais aussi au large.

Pour atteindre cet objectif et comprendre les mécanismes sous-jacents, il est important de se placer à l'échelle saisonnière, une échelle de temps clé pour les écosystèmes planctoniques. La communauté scientifique ne s'est intéressée que récemment aux changements interannuels de la saisonnalité de l'upwelling (*p. ex.* Bograd *et al.* [2002, 2009]). Cette saisonnalité dépend fortement des vents d'upwelling eux-mêmes dépendants du signal NPGO. Cette problématique fait l'objet des deux prochains chapitres. Nous y montrons d'une part que la saisonnalité de l'upwelling est fortement liée au signal NPGO (chapitre 4) et d'autre part que l'écosystème est fortement affecté (chapitre 5).





---

## Chapitre 4

# Variabilité saisonnière des vents d’upwelling en relation avec le signal NPGO de grande échelle

### 4.1 Introduction

L’un des principaux facteurs qui déterminant l’apparition de l’upwelling côtier du CCS est le vent dont l’intensité et la direction sont variables dans l’espace mais aussi dans le temps. En outre, à l’échelle interannuelle, nous avons montré dans le chapitre 3 que l’intensité de l’upwelling est significativement corrélée aux vents parallèles à la côte, mais également au signal climatique NPGO dans la région centrale et la région sud du CCS. Ainsi, l’hypothèse émise par *Di Lorenzo et al.* [2008] d’une relation entre les vents favorables à l’upwelling et le signal NPGO est fortement confortée. En terme de biogéochimie, les études de *Di Lorenzo et al.* [2008, 2009], ont montré que le signal NPGO capture une part significative de la variabilité interannuelle de la salinité, des nutriments, de la chlorophylle-*a*, contrairement aux signaux PDO et ENSO qui ne permettent pas d’expliquer la variabilité de la production primaire. La variabilité d’autres indicateurs clés des maillons trophiques supérieurs de l’écosystème du CCS comme le recrutement ou la biomasse de certains poissons pélagiques ou oiseaux marins est capturée par le signal NPGO [*Sydeman et Thompson*, 2010].

Cependant, la majorité des études menées dans ce contexte a tenté d’expliquer la va-



riabilité de l'écosystème à la lumière de la variabilité climatique à basse fréquence, en négligeant souvent le rôle potentiel d'un changement de saisonnalité. En effet, les organismes marins ont un cycle biologique adapté au rythme des saisons, incluant par exemple le cycle saisonnier de la lumière mais aussi, dans le cas du CCS, celui de l'upwelling. Des changements de saisonnalité en amplitude ou en phase de ces facteurs environnementaux sont susceptibles d'affecter profondément la productivité et la structure des écosystèmes [Bograd *et al.*, 2002; Henson *et al.*, 2007; Batchelder *et Kashiwai*, 2007; Thomas *et al.*, 2009], influençant les premiers maillons trophiques jusqu'aux prédateurs supérieurs par désynchronisation temporelle des interactions trophiques. On parle alors de "mismatch" [Cushing, 1969, 1975]. Par exemple, le déclenchement de l'upwelling au début du printemps, aussi appelé "spring transition", est un facteur clé pour la biologie du système et présente une variabilité interannuelle [Bograd *et al.*, 2009]. Cette variabilité de saisonnalité de l'upwelling est critique pour les écosystèmes locaux puisqu'elle conditionne le moment où les nutriments deviennent disponibles de manière significative à la côte après la phase hivernale durant laquelle l'upwelling est soit absent (parties centrale et nord du CCS) soit réduit (partie sud du CCS) [Bograd *et al.*, 2002; Barth *et al.*, 2007; Checkley *et Barth*, 2009; Black *et al.*, 2011].

Dans ce chapitre nous nous posons la question du lien entre le signal NPGO et la modulation des vents d'upwelling saisonniers du CCS, et notamment de la transition printanière ("spring transition"). Cette question est particulièrement motivée par le fait que le signal NPGO est l'expression océanique de l'Oscillation Nord Pacifique (NPO pour North Pacific Oscillation) [Chhak *et al.*, 2009; Di Lorenzo *et al.*, 2009], un mode de variabilité atmosphérique qui capture une fraction importante de la variabilité de la trajectoire des tempêtes hivernales [Rogers, 1981; Linkin *et Nigam*, 2008].

Nos résultats sont présentés sous la forme d'un article publié dans le journal 'Geophysical Research Letters' (Vol. 39, L01606, 6 PP., 2012). Dans un premier temps, nous déterminons la variabilité saisonnière de la distribution spatiale des vents favorables à l'upwelling pour chaque phase (positive et négative) du signal NPGO. Dans un deuxième temps, le lien entre NPGO et la variabilité saisonnière des vents dans la région centrale du CCS est établi et quantifié à l'aide d'indices caractérisant la variabilité saisonnière des upwellings côtiers. Enfin, nous présentons les premiers résultats issus d'une modélisation numérique montrant l'impact de cette variabilité saisonnière sur l'écosystème planctonique du CCS

(les détails de l'approche et les résultats complets de l'étude numérique feront l'objet du chapitre 5).

## 4.2 Article 2 : North Pacific Gyre Oscillation modulates seasonal timing and ecosystem functioning in the California Current upwelling system

Authors : F. Chenillat<sup>1</sup>, P. Rivière<sup>1</sup>, X. Capet<sup>2</sup>, E. Di Lorenzo<sup>3</sup> and B. Blanke<sup>2</sup>

<sup>1</sup> LEMAR, Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, UMR6539 CNRS-Ifremer-IRD-UBO, Institut Universitaire Européen de la Mer, Plouzané, France

<sup>2</sup> LPO, Laboratoire de Physique des Océans, UMR 6523 CNRS-Ifremer-IRD-UBO, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France

<sup>3</sup> School of Earth and Atmospheric Sciences, Georgia Institute of Technology Atlanta, Georgia, USA

### Abstract

On interannual and longer time scales, dynamical and biogeochemical fluctuations in the North Pacific are dominated by two modes of variability, namely the Pacific Decadal Oscillation and the North Pacific Gyre Oscillation (NPGO). In this study the regional expression of the NPGO in the California Current System (CCS) is detailed. The statistical relationship between the NPGO index and nearshore wind variability (mostly upwelling favorable) along the US West Coast is strongest in the wintertime (December to March) off Central California. Most importantly, NPGO fluctuations are associated with a seasonal shift of 1-2 months in the onset of the upwelling season. Regional numerical simulations show that an early (late) onset of upwelling during the positive (negative) phase of the NPGO leads to a more (less) productive planktonic ecosystem throughout spring and summer, *i.e.*, several months after the direct NPGO effects on the system have ceased. These results bring new light on the California ecosystem variability as observed in atypical years such as 2005 and 2007.

### 4.2.1 Introduction

The climate system is always changing and this large scale variability in time and space of the ocean-atmosphere system can be characterized by different modes of variability. A mode of variability is a specific pattern that presents identifiable characteristics, a regional signature and a long-term oscillatory behavior. Oscillations of only one mode or combined modes of variability are useful to rationalize observed climate fluctuations. They are also increasingly helpful to understand regional climate.

Two oceanic climate patterns dominate in the North Pacific : the Pacific Decadal Oscillation (PDO) [*Mantua et al.*, 1997] and the recently identified North Pacific Gyre Oscillation (NPGO) [*Di Lorenzo et al.*, 2008]. The PDO is the leading mode of sea surface temperature (SST) variability and is connected to the El Niño Southern Oscillation (ENSO) [*Alexander et al.*, 2002]. The NPGO is the second mode of sea surface height anomalies (SSHa). It is associated with changes in strength of the central and eastern parts of the North Pacific gyre [*Di Lorenzo et al.*, 2008] and is the oceanic expression of the North Pacific Oscillation (NPO) [*Chhak et al.*, 2008; *Di Lorenzo et al.*, 2009], an atmospheric mode of variability that captures an important fraction of wintertime storm track variability [*Linkin and Nigam*, 2008] and which is also known to be linked with the central Pacific El Niño [*Di Lorenzo et al.*, 2010] - a different flavor of El Niño that has become more frequent in the last decades (see *Ashok et al.* [2009] for a review). The NPGO explains a significant fraction of interannual to decadal salinity, nutrient and chlorophyll-*a* (Chl-*a*) variance off the United States (US) West Coast [*Di Lorenzo et al.*, 2008, 2009]. There are strong indications that the relationship between the NPGO index and fluctuations of salinity, nitrate and Chl-*a* concentrations along the US West Coast is related to a modulation of upwelling favorable winds [*Di Lorenzo et al.*, 2008]. The details of this modulation are unknown and are the main subject of this study : our main result is that the NPGO is robustly associated with a modulation of the timing of the upwelling season (lag in upwelling onset) off the central part of the California Current System (CCS).

Numerous recent studies dedicated to the CCS have reported that the upwelling onset, also called the "Spring transition", is a key factor for marine biology [*Bograd et al.*, 2009]. Interannual variability (or possibly long-term variability in relation with global climate

change) of the spring transition timing has important biological consequences on the timing of nutrient input to the coastal system, with implications that propagate up the food chain (match/mismatch mechanisms) and an effect on the overall productivity of the system [Barth *et al.*, 2007].

In this study, we clarify the statistical relationship between the NPGO index and the variability of upwelling favorable winds along the US West Coast, based on alongshore wind patterns (section 4.2.2) and upwelling indices derived from station measurements (section 4.2.3). We find a clear link between NPGO and the timing of the spring transition. Because of the importance of regional changes in phenology (in particular in the context of climate change) we investigate numerically the ecosystem response of the CCS to a modulated upwelling season onset in relation with the NPGO (section 4.2.4). We show that the timing of the upwelling onset has important implications on the response of the California Current Ecosystem throughout the year. These results bring new insight into the functioning of the California ecosystem, especially for atypical years such as 2005 and 2007 characterized by abnormal upwelling onset timings. Concluding remarks are given in section 4.2.5.

#### 4.2.2 Variability of alongshore winds patterns

The relationship between seasonal variability of the upwelling and the NPGO is first investigated with alongshore wind observations. Wind data are taken from National Centre for Environmental Prediction/National Centre for Atmospheric Research Reanalysis (NNR ; Kalnay *et al.* [1996]). Monthly-mean values available from 1950 to 2008 are gridded onto a 15 km by 15 km latitude/longitude grid rotated in the mean direction of the central US West Coast (**figure 4.1**). It is known that these alongshore winds are significantly correlated with the NPGO index over the past 50 years (see figure 1 in Di Lorenzo *et al.* [2008]).

First, we identify in the low-pass filtered NPGO index (two-year running mean) the years that unambiguously correspond to a NPGO+ or NPGO- situation as those for which the index does not change sign during the entire year. We count a total of 20 (NPGO+) and 25 (NPGO-) such years. Then, we compute NNR wind climatologies for these unambiguous NPGO+ and NPGO- years. Throughout winter, a dipole pattern emerges, irrespective

# VARIABILITÉ SAISONNIÈRE DES VENTS D'UPWELLING EN RELATION AVEC LE SIGNAL NPGO DE GRANDE ÉCHELLE

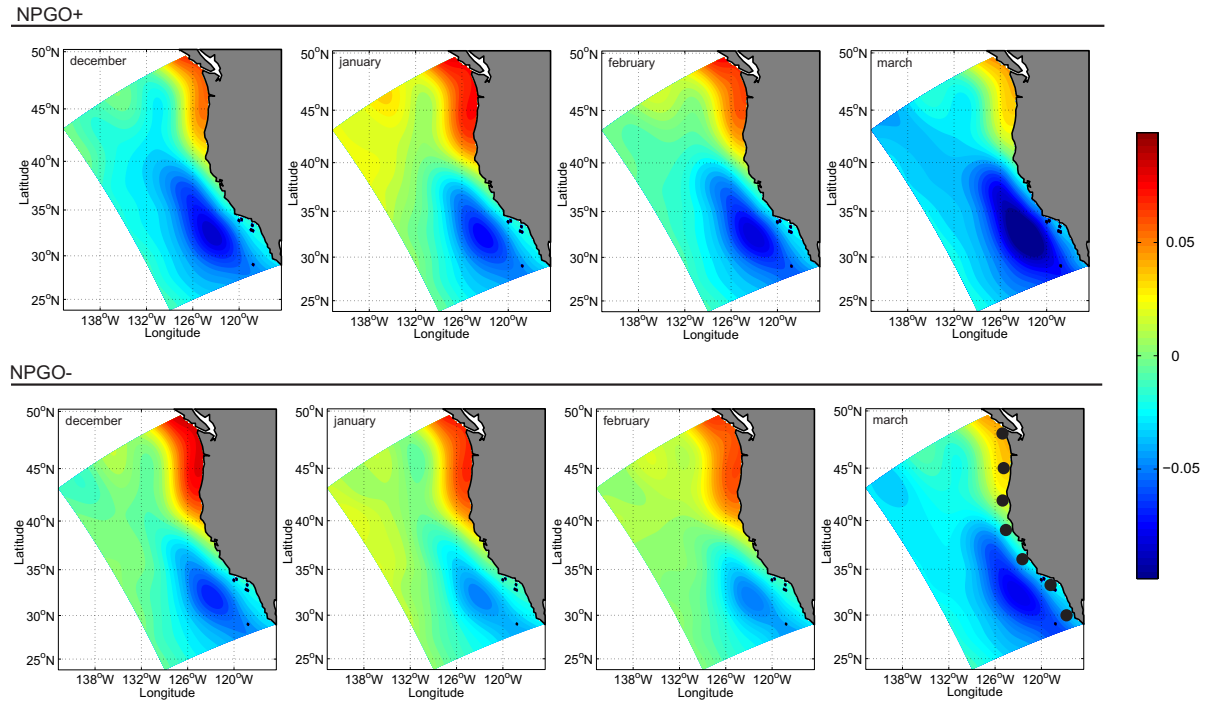


FIGURE 4.1 – Monthly-mean alongshore winds from December to March NNR data for the positive (top) and negative (bottom) phases of the NPGO. Positive values represent poleward winds. Units are in  $N m^{-2}$ . Black points in the right bottom panel locate the stations from  $30^{\circ}N$  to  $48^{\circ}N$  where upwelling indices are computed. The  $27^{\circ}N$  station is not shown.

of the NPGO phase (*figure 4.1*). This dipole is characterized by a central-southern core of upwelling favorable winds, centered around (32.5°N, 123°W), and a northern core of downwelling favorable winds north of 48°N close to the coast. Although the boundary between both regions is slightly more southward in NPGO- than in NPGO+, the main difference between the two phases is noticeably the strength of the cores rather than their spatial extension : the core of upwelling (downwelling) favorable winds is about 2 times stronger (weaker) in NPGO+ than in NPGO-. Given the seasonality of the wind, this difference in magnitude translates into a lag of upwelling favorable winds between the two phases illustrated by the strong resemblance between the February NPGO+ and March NPGO- upwelling wind patterns.

For every month and each NPGO phase, alongshore winds are averaged over the upwelling favorable wind region and we estimate the statistical significance of the differences between the two resulting climatologies with a non-parametric test [*Kruskal and Wallis*, 1952]. Winds are significantly different in wintertime, *i.e.*, from December to March in the central and in the southern region of the CCS (no significant difference is observed in the northern CCS). The underlying mechanism responsible for this connection between the NPGO and the strength of winter upwelling winds is not evidently related to a change in winter storm activity. In particular, regression maps of 500 and 800 hPa atmospheric wind synoptic variability against the NPGO index do not reveal any storm track variability that could explain it. The rest of the year, wind differences between NPGO+ and NPGO- years are not statistically significant, although upwelling winds tend to be stronger year round in NPGO+ compared to NPGO- phase (see next section).

### 4.2.3 Seasonal variability of the Upwelling

The upwelling strength can be estimated by the coastal upwelling index (UI) [*Bakun*, 1973; *Schwing et al.*, 1996]. The UI represents a measurement of the volume of water that upwells (positive values) or downwells (negative values) at the coast, owing to coastal divergence of geostrophic winds. Daily upwelling indexes based on surface atmospheric pressure fields with a 6-hourly, 1° resolution are provided by the US Navy Fleet Numerical Meteorology and Oceanography Center from 1967 to present, at 3-degree-distant stations along the US West Coast.

Here, we explore daily UI time series at eight stations from 27°N to 48°N (right bottom panel in *figure 4.1*). For any given year, the Cumulative UI (CUI) is calculated each day as the time integral of the UI from January 1st to this day [Schwing, 1996]. The CUI is useful because it smoothes out the synoptic variability of the upwelling forcing and helps reveal seasonality differences from year to year. Given our results in section 4.2.2, we are mainly interested in the early part of the seasonal cycle. Following Schwing *et al.* [1996], we also compute the spring transition index (STI) which characterizes, for any given year, the timing of the onset of the upwelling system and is defined as the time in days from January 1st to the day when the minimum value of the CUI is reached. We also make use of the overall intensity of the upwelling, the Total Upwelling Magnitude Index (TUMI), defined as  $TUMI = \int_{STI}^{END} CUI \cdot dt$  where *END* is the end of the upwelling season characterized by the day when the CUI reaches its maximal value.

We separate the CCS into three subregions separated by Point Conception and Cape Blanco and characterized by well-defined physical and biological oceanographic properties : the southern CCS (stations from 27°N to 33°N), the central CCS (stations from 36°N and 39°N) and the northern CCS (stations from 42°N to 48°N). For each subregion, we compute two climatological CUIs based on the same decomposition into NPGO+ and NPGO- years described in section 4.2.2.

The NPGO+ CUI is consistently larger than the one for NPGO- (*figure 4.2*) although the significance of these differences varies with the season and the subregion of the CCS. In the central CCS, the mean CUI profiles of NPGO+ and NPGO- are statistically different all year round as indicated by a non-parametric test [Kruskal and Wallis, 1952]. Compared to NPGO-, the NPGO+ upwelling season begins around 45 days earlier and the TUMI is about 20% greater. Differences are less marked for the southern and northern CCS. In the southern CCS, the CUI climatologies for NPGO+ and NPGO- are not statistically different during the first 45 days of the year with an upwelling season that starts on January 1st (*i.e.* STI = 1) both for NPGO+ and NPGO- years. However, the TUMI is significantly greater in NPGO+ than in NPGO-, showing that the cumulative upwelling in NPGO+ is about 5% more intense than in NPGO-. In the northern part of the CCS, the mean CUI profiles never differ statistically ; all year round, TUMI and STI are thus considered the same for both NPGO phases. There is no evidence of changes in upwelling variability with the NPGO in the northern CCS.

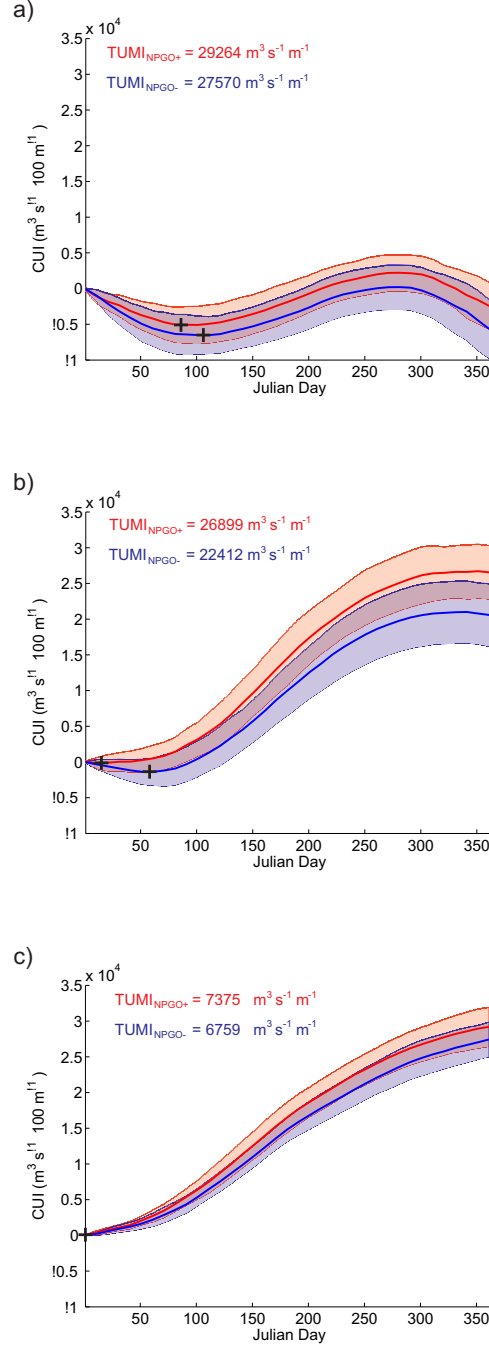


FIGURE 4.2 – Cumulative Upwelling Index (CUI) for the positive (red) and negative (blue) phases of the NPGO, for (a) the northern, (b) the central and (c) the southern CCS. The mean and standard deviation are shown with a bold line and a shaded area, respectively. The Spring Transition Indexes are identified with black crosses.



Differences in NPGO winter wind patterns have a strong signature on the CUI, and they significantly influence the upwelling season onset off central California : the NPGO+ upwelling season starts about 6 weeks earlier than in NPGO-. This difference in upwelling season onset has a large impact on the TUMI : the wintertime wind amplitude difference is responsible for half of the NPGO+/NPGO- difference in TUMI (*figure 4.2*). During the rest of the upwelling season, wind differences between both NPGO phases are weak and not significant (statistically) although their cumulative effect explains the other half of the TUMI difference.

Time series correlations over the 42 year-long period from 1967 to 2008 generally confirm these findings. STI and TUMI variability is significantly correlated with the NPGO in the central CCS (with correlation coefficients 0.37 and 0.61 respectively, see *figure 4.3* and *Di Lorenzo et al. [2008]* for the calculation), but not in the southern and northern CCS. In the central CCS, NPGO+ (NPGO-) years are thus associated with early (late) onset of the upwelling season and stronger (weaker) overall upwelling winds.

#### 4.2.4 Impact on the ecosystem

The biological consequences of spring transition variability are worth investigating because of the importance of phenology for higher trophic levels. For this purpose, we couple a regional ocean model (ROMS, the Regional Ocean Model System) [*Shchepetkin and McWilliams, 2005*] to NEMURO (North Pacific Ecosystem Model for Understanding Regional Oceanography) [*Kishi et al., 2007*], which is a complex Nutrient-Phytoplankton-Zooplankton-Detritus (NPZD) model (2 sources of nutrients, 2 phytoplankton species, 3 zooplankton species and several detritus pools).

The physical model configuration is the same as in *Capet et al. [2008]* with a 15-km horizontal resolution. It is forced using two different synthetic wind forcing fields derived from climatological QuikSCAT satellite scatterometer data and restoring the SST to Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR) measurements. The two monthly-mean synthetic wind fields were built to fit the differences between NPGO+ and NPGO- diagnosed during the wintertime (see section 2 and Fig. 1). The two fields differ only from December to March (see supplemental material). The winter wind forcing disparity corresponds to a difference of about 10% in TUMI (not shown). The twin experiments

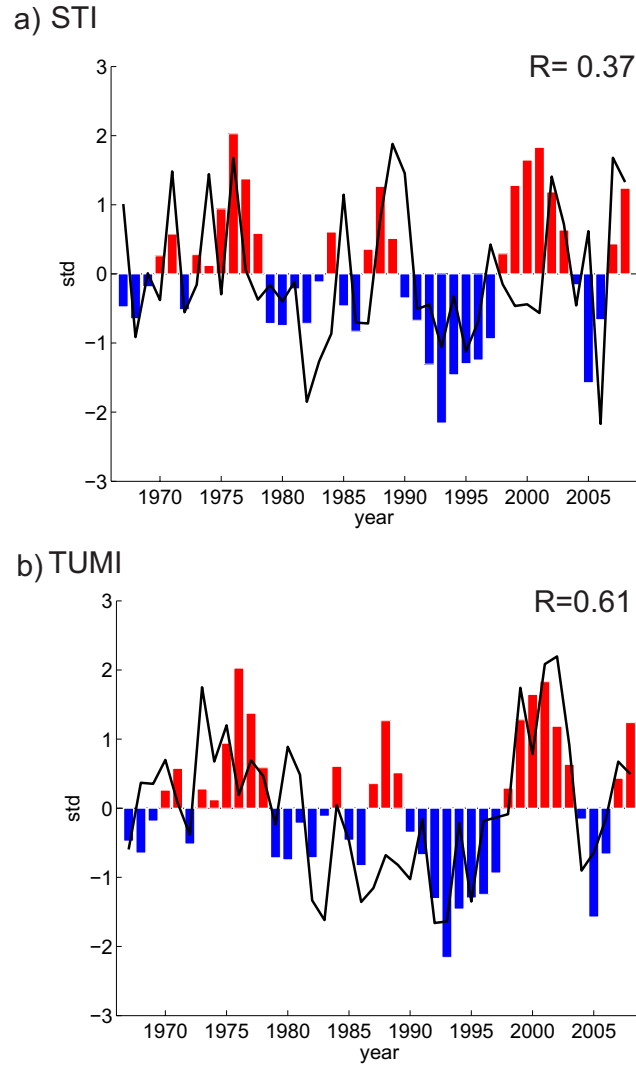


FIGURE 4.3 – Comparison of the NPGO index (bar) with (a) the Spring Transition Index time series (reversed sign, line) and (b) the Total Upwelling Magnitude Index time series (line), both computed for the central CCS. The NPGO index is yearly averaged and normalized by its standard deviation. The STI and the TUMI have been also normalized by their standard deviation ( $std_{STI}=27$  days and  $std_{TUMI}=3646$   $m^3 s^{-1} 100 m^{-1}$ ). All correlations are significant at the 95% level or greater.

are started after a common 12-year-long spin-up and last 24 years. For both phases of the NPGO, *figure 4.4* shows the mean annual cycle (averaged over the 12 last years of each experiment) of the concentrations of nitrate, total Chl-a and total zooplankton, averaged off the central CCS (34.5°N to 40°N), inshore (from the coast to 150 km offshore) and offshore (from 300 to 450 km from the coast), both 100 m depth.

NEMURO has been calibrated to reproduce a reasonable climatological seasonal cycle compared with data in the CCS. General patterns of the twin simulations are in agreement with the main characteristics of the dynamics of the CCS (*figure 4.4b*), albeit with a **high** Chl-a bias **nearshore**<sup>1</sup>. The presence of this bias may quantitatively affect our results but not our general conclusions that depend on two components adequately captured by the model (undergoing study) : a coastal source of nutrients modulated by the seasonal cycle of the dynamics; an offshore conveyor-belt along which a nutrient perturbation (*e.g.*, related to a wind perturbation) can be transferred up the trophic chain.

When the winds are different (shaded area in *figure 4.4*), NPGO+ nitrate, Chl-a, and zooplankton biomass concentrations near the coast are larger than in the NPGO- simulation. At the end of winter, the NPGO+ coastal concentrations of nitrate, Chl-a and zooplankton are larger than in NPGO- by about 25, 15 and 20%, respectively. This enhanced total coastal biomass (*figures 4.4 b and c*) results from an early and more vigorous upwelling-favorable wind season which leads to higher than normal concentrations of nutrients (*e.g.* nitrate) in the euphotic zone at the beginning of the year (*figure 4.4a*). The offshore region is also strongly affected by this delayed coastal upwelling season and, at the end of winter, Chl-a, and zooplankton concentrations are about 15 and 75% higher in NPGO+ than in NPGO-. Differences observed for offshore nitrate concentrations are not significant. From nutrients to higher trophic levels, coastal biomass concentrations reach successively their maximum between the end of June and the end of July with a lead of about 5 days of NPGO+ over NPGO-. During July, NPGO+ and NPGO- coastal concentrations of Chl-a and zooplankton become quite the same whereas offshore concentrations are still different with NPGO+ concentrations larger of about 13 and 20% than in NPGO-. NPGO+ and NPGO- offshore concentrations become again the same at the

---

1. Les termes en gras correspondent aux corrections apportées à cet article dans un erratum, publié dans le même journal, en référence à la *figure 4.4b*, elle aussi corrigée

end of September.

These results show that according to the NPGO phase, a delayed coastal upwelling induced by delayed upwelling favorable winds significantly impacts both on the timing of the biological cycle and on the productivity of the ecosystem. This is true not only at the coast but also offshore, where differences are surprisingly more important in proportion and last longer. Moreover, irrespective to the offshore distance, a 10% net difference in the TUMI implies 10% and 8% biomass differences in Chl-a and zooplankton biomass, respectively. Finally, the combination of cross-shore transport and the regeneration loop may explain strong differences in the ecosystem functioning between the two NPGO phases as it will be shown in a subsequent paper.

#### 4.2.5 Conclusion

We have shown that the NPGO is related to winter atmospheric variability mainly in the central part of the CCS leading to a delayed upwelling response. Recent studies show that in the central tropical Pacific and during boreal winter, SST anomalies associated with the evolution of the central Pacific El Niño excite variability in the atmospheric NPO, which in turn drives the oceanic NPGO [Di Lorenzo *et al.*, 2010]. This dynamical chain from central tropical Pacific to NPGO explains over 75% of the low-frequency variability of the NPGO. It is known that ENSO, and in particular the canonical eastern Pacific El Niño, excites an atmospheric and oceanic teleconnection to the CCS that affects upwelling by both modulating the depth of the coastal thermocline [Lynn and Bograd, 2002] and driving variability in the coastal upwelling winds connected to the PDO [Schneider and Cornuelle, 2005]. Our results expand this view by highlighting the strong dynamical link that exists between the central tropical Pacific El Niño and the intensity and phase of upwelling along California's coast. Together, these findings suggest that tropical Pacific variability and its northern hemisphere expression in the NPGO exert an even stronger control on upwelling along the central part of California's coast than previously reported. In accord with this view, the variability of the seasonal upwelling onset and the variability of the upwelling efficiency in the CCS are not solely captured by the NPGO but also by the PDO. **Table 1** gives the linear correlation coefficients between these two climate modes and the seasonal upwelling indexes (STI and TUMI) in the three subregions of the CCS

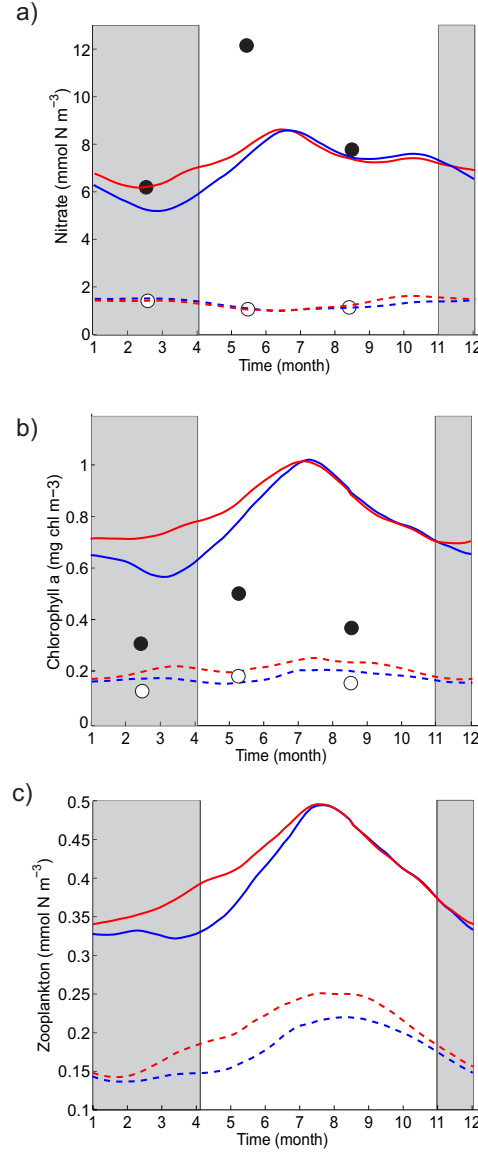


FIGURE 4.4 – Temporal evolution of (a) nutrient, (b) total Chl-a and (c) total zooplankton concentrations in the model, of the simulations run in parallel for the NPGO+ (in red) and NPGO- (in blue) scenarios. The concentrations are averaged off central CCS in a near-shore region (solid lines) and an offshore region (dotted lines) (see text for details). The months when the winds differ between the two NPGO scenarios are shaded. Black and white dots represent coastal and offshore concentrations of (a) nutrient and (b) Chl-a, respectively, as derived from the seasonal mean of CalCOFI climatology line 70 data (1949-2000) averaged over the same depth and distance from the coast as the model outputs. Because Chl-a data along line 70 only go 350 km offshore, they are linearly extrapolated over an additional 100 km (to reach the western edge of the offshore box) using a slope coefficient deduced from the SeaWiFS Chl-a climatology over the same domain.

defined in section 4.2.3. The seasonal upwelling variability in the central CCS is mainly captured by the NPGO (0.61 and 0.37 significant coefficients for TUMI and reversed STI, respectively). Moreover, correlation of STI with PDO is not statistically significant in this region. Conversely, the variability in the northern CCS is mainly captured by the PDO (-0.31 and 0.48, for correlation with reversed STI and TUMI, respectively). This is coherent with the predominant regional signature of each climate mode [*Chhak and Di Lorenzo, 2007; Di Lorenzo et al., 2008*].

We tested numerically the effects of differences observed between NPGO+ and NPGO-wintertime situations on a planktonic ecosystem. We found that delayed upwelling favorable winds influence on the availability of nutrients and on the productivity of lower trophic levels of the ecosystem from the coast to the offshore region. This highlights the importance of wintertime upwelling on biological production in the CCS and complements the conclusions of recent studies focused on higher trophic levels [*Black et al., 2010; Dorman et al., 2011*]. In an early upwelling scenario (NPGO+), the ecosystem is more productive around the year than in a late upwelling scenario (NPGO-). Our results are corroborated by observations in 2005 (a NPGO- year) with a late upwelling onset [*Schwing et al., 2006*] and 2007 (a NPGO+ year) with an early upwelling onset [*McClatchie et al., 2009*]. For instance, the observed 2005 3-week-delay in the upwelling onset was responsible for a late spring bloom and disrupted the development of higher trophic level species (*e.g.*, zooplankton, rockfish and seabirds) [*Mackas et al., 2006; Henson and Thomas, 2007*]. On the contrary, 2007 was characterized by a 6-week-early upwelling season leading not only to anomalous high concentration in nitrate and Chl-a, but also in zooplankton and fish species typical of cool conditions [*Mc Clatchie et al., 2009*]. Our numerical experiments also highlight the strength and time persistence of perturbations from coastal origin in the offshore region : surprisingly, the productivity of the ecosystem is, in proportion, more affected offshore than nearshore. The wind analysis carried out in this study suggests that a more complete assessment of the link between the NPGO and the functioning of the CCS ecosystem should account for NPGO-induced perturbations in prey-predator match/mismatch.

TABLE 4.1 – *Linear correlation coefficients between the indices of two Pacific climate modes of variability and the regional Cumulative Upwelling Index. Indices have been yearly averaged. Bold numbers indicate correlations significant at the 95 % level or higher.*

	reversed STI		TUMI	
	NPGO	PDO	NPGO	PDO
Northern	0.32	<b>-0.31</b>	-0.27	<b>-0.48</b>
Central	<b>0.37</b>	-0.28	<b>0.61</b>	<b>-0.46</b>
Southern	- - -	- - -	0.29	<b>-0.40</b>

## Acknowledgments

We acknowledge the support of the INSU-CNRS CYBER-LEFE programme through the TWISTED action, the French Ministry of Research, Université Européenne de Bretagne, NSF CCE-LTER and GLOBEC OCE-0815280. We also thank Vincent Combes for the discussions we had with him.

The Editor thanks two anonymous reviewers for their assistance in evaluating this paper.

## 4.3 Conclusion

L’étude présentée dans ce chapitre a permis de préciser la signature spatio-temporelle du signal NPGO dans le CCS à l’échelle saisonnière. Le premier résultat fort est la signature hivernale du mode NPGO sur les vents favorables à l’upwelling dans la région du CCS : de décembre à mars, les vents parallèles à la côte diffèrent statistiquement entre les phases positives et négatives du signal NPGO. Ces résultats confortent les analyses de *Black et al.* [2011] selon lesquelles deux modes saisonniers existent pour l’upwelling de Californie, spécifiques aux mois d’hiver et aux mois d’été : spatialement, et à la différence du mode d’été, le mode d’hiver se corrèle avec la variabilité de la pression atmosphérique de surface et de la température des eaux de surface entre la côte nord-américaine et Hawaï. Les résultats de *Black et al.* [2011] suggèrent que les deux modes sont gouvernés par des modes climatiques distincts et notre étude permet de montrer que le mode hivernal est fortement relié au mode NPGO.

Nous avons pu estimer la variabilité saisonnière de l’upwelling en relation avec le signal NPGO grâce aux indices d’upwelling (UI) qui permettent d’accéder qualitativement au

déclenchement de l'upwelling lors de la transition printanière (STI) dans les différentes régions du CCS, mais également à sa durée et à son efficacité au cours de l'année (TUMI) en terme de quantité d'eau transportée vers le large en surface. Cette approche a permis de montrer que la variabilité du signal NPGO, impliquant des vents hivernaux différents, est également associée à un décalage temporel du déclenchement de l'upwelling et à un changement de son efficacité dans la région centrale du CCS. Une année de type NPGO+ correspond à un upwelling plus précoce (environ 6 semaines) et plus efficace (20%) qu'un upwelling associé à une année NPGO-. Dans les régions nord et sud du CCS, ces différences sont moins claires. Le sud est caractérisé par un upwelling un peu plus efficace en régime NPGO+ qu'en régime NPGO- (environ 5%), alors que dans le nord aucune conclusion statistiquement robuste ne peut être tirée.

Les différentes campagnes d'observation entreprises au sein du CCS ont permis de faire le lien entre de tels changements de saisonnalité de l'upwelling et l'organisation de la biologie marine. L'année 2005, par exemple, a été caractérisée par un upwelling tardif (environ 2 mois de retard) [Schwing *et al.*, 2006 ; Kosro *et al.*, 2006] et les conséquences pour l'écosystème ont été très largement rapportées : le bloom phytoplanctonique a été retardé [Thomas *et Brickley*, 2006], la productivité de zooplancton a été anormalement faible [Mackas *et al.*, 2006], influant sur la production des niveaux trophiques supérieurs tels que les crustacés [Barth *et al.*, 2007] et sur le taux de succès (réduit, voire nul) de la reproduction de poissons et d'oiseaux marins [Sydeman *et al.*, 2006 ; Jahncke 2008 ; Sydeman *et Thompson*, 2010]. Cette année 2005 est clairement identifiée comme une année typique d'indice NPGO négatif. A l'opposé, les années 2007 et 2008 ont été marquées par un upwelling relativement précoce (d'environ 1 mois et demi) et ont de ce fait été considérées comme des années "froides" puisque la température des eaux de surface étaient anormalement basse [Mc Clatchie *et al.*, 2009]. Dans leur étude, Black *et al.* [2011] signalent que pendant les années 2007 et 2008 le mode hivernal, discuté plus haut, est fortement positif, ce qui correspond à un processus d'upwelling anormalement fort de janvier à mars et, remarquablement, à des années d'indice NPGO positif. Ces deux années ont également été marquées par des concentrations en nitrate et en chlorophylle-*a* anormalement élevées, ainsi qu'un changement de dominance d'espèces de zooplancton et de poisson caractérisé par la présence excessive d'espèces typiques d'eaux froides au détriment d'espèces typiques d'eaux chaudes [Mc Clatchie *et al.*, 2009].



Nous avons développé ici une première vision de l'influence d'un tel changement saisonnier, induit par une variabilité climatique, sur le fonctionnement de l'écosystème du CCS grâce à une approche numérique et au couplage d'un modèle hydrodynamique réaliste et d'un modèle d'écosystème adapté à la région d'étude. Nous avons montré qu'un changement des vents hivernaux a des conséquences sur la productivité annuelle de l'écosystème planctonique, non seulement à la côte mais aussi dans la région océanique située plus au large. La saison d'hiver apparaît donc critique pour la saisonnalité de l'upwelling et le fonctionnement de la biologie.





---

## Chapitre 5

# Réponse saisonnière et structuration de l'écosystème du Courant de Californie au forçage de grande échelle NPGO

### 5.1 Introduction

Nous avons montré dans le chapitre précédent la relation entre le signal NPGO est le déclenchement de l'upwelling dans le CCS, en réponse à des vents parallèles à la côte et dirigés vers l'équateur soufflant plus ou moins tôt en période hivernale. Ainsi, l'upwelling se produit plus tardivement en phase négative du signal NPGO qu'en phase positive. Une première approche nous a permis de montrer l'importance de ce déphasage sur l'intensité de l'efflorescence printanière et la quantité de zooplancton, plus précisément, un upwelling tardif (précoce) est défavorable (favorable) à une production primaire et secondaire à la côte au printemps et au début de l'été, et presque toute l'année au large.

Dans les systèmes de bord, un déphasage du déclenchement d'upwelling influence fortement la quantité de nutriment en surface. En conséquence, l'efflorescence phytoplanctonique se produit plus ou moins tardivement et de manière plus ou moins productive. Par effet de forçage par le bas (contrôle bottom-up), le reste du réseau trophique est altéré [MacIsaac *et al.*, 1985; Menge *et al.*, 1997; Snyder *et al.*, 2003; Barth *et al.*, 2007]. Un tel déphasage d'upwelling est aussi susceptible de modifier la dynamique du système, par exemple en réduisant le transport dans la direction côte-large ce qui a un effet favorable

pour la rétention des larves à la côte [Barth *et al.*, 2007].

Nous avons également pu mettre en évidence dans le chapitre 4 le fait que certaines années caractérisées par un upwelling tardif dans la littérature, comme 2005, correspondaient à des périodes de phase négative du signal NPGO. Ces mêmes années, la biologie a été fortement altérée en terme de production primaire affectant la biologie et l'écologie des organismes des niveaux trophiques supérieurs (zooplanctons, poissons pélagiques, oiseaux marins, ... ) en affectant en particulier certains traits d'histoire de vie (réduction du recrutement, de la reproduction, augmentation de la mortalité ...) [Mackas *et al.*, 2006; Henson *et Thomas*, 2007; Sydeman *et Thompson*, 2010].

Cependant, peu d'études se sont focalisées sur les mécanismes impliqués dans les changements de phénologie de l'upwelling et de leurs impacts sur les premiers maillons trophiques [Ji *et al.*, 2010 et les références citées, Dorman *et al.*, 2011]. Dans ce chapitre, nous nous intéressons à l'effet d'un déphasage de l'upwelling, au regard de l'expression saisonnière du signal NPGO impliquant les vents hivernaux, sur un écosystème planctonique. Plus particulièrement, nous étudions la manière dont l'écosystème réagit, de la côte vers le large, à une perturbation ciblée à la côte (déclenchement de l'upwelling côtier) en début d'année (seuls les vents d'hiver sont modifiés d'une phase à l'autre). L'étude présentée pose la question suivante : quels sont les mécanismes impliqués dans la structure et du fonctionnement de l'écosystème en réponse à un déphasage du déclenchement de l'upwelling ? Nous utilisons une approche numérique en couplant l'écosystème NEMURO au modèle hydrodynamique ROMS-AGRIF dont la configuration et les conditions limites sont résumées dans la section 5.2. Ce modèle couplé est forcé par des vents de type NPGO+ et NPGO-, construits sur la base des résultats du chapitre 4 dont la construction est expliquée dans la section 5.3. L'ensemble de nos résultats est présenté dans la section 5.4, sous la forme d'un article soumis dans le journal 'PLOS ONE'.

## 5.2 Configuration du modèle ROMS AGRIF, conditions limites et set d'expériences

Pour cette étude, nous employons la version ROMS-AGRIF et la configuration physique utilisée est celle de Capet *et al.* [2008], mis à part la résolution horizontale qui est ici de

15 km. Ce modèle a été couplé au modèle d'écosystème NEMURO dont la description complète est donnée dans le chapitre 2. Le travail a d'abord consisté à implémenter le code NEMURO, déjà implémenté dans le code ROMS-RUTGERS, dans le code ROMS-AGRIF. Les coordonnées de la grille du modèle ont une courbure horizontale de manière à s'aligner avec la direction moyenne de la côte. La grille recouvre un domaine allant de la côte jusqu'à environ 1000 km au large (jusqu'à 129°W au niveau de la limite sud et 142°W au niveau de la limite nord) et s'étend le long de la côte depuis le sud de la péninsule de Basse-Californie (Mexique) à 24°N, jusqu'à l'Île de Vancouver (Colombie-Britannique, Canada) à 50°N. L'ensemble des paramètres utilisés pour cette configuration est exposé dans la **table 5.1**. La bathymétrie utilisée est dérivée de ETOPO2 suivant la procédure décrite par *Penven et al.* [2007].

Pour étudier la réponse de l'écosystème du CCS à une saison d'upwelling plus ou moins tardive, il est important de disposer de vents de qualité pour reproduire les mécanismes clés qui régissent la dynamique océanique du CCS. C'est pourquoi nous avons choisi d'utiliser des vents de surface QuikSCAT et en particulier ceux utilisés dans l'étude de *Capet et al.* [2008]. Le modèle est donc forcé par des vents de surface issus de la climatologie mensuelle des flux QuikSCAT (2000-2008). Toutefois, afin de répondre aux questions posées dans ce chapitre, cette climatologie a été modifiée de manière à reproduire certaines caractéristiques clés de la variabilité du signal NPGO. Les détails de cette modification sont expliqués dans la partie 5.3. Les vents de surface QuikSCAT, dérivés des mesures de rugosité de la mer effectuées par un diffusiomètre embarqué sur satellite, ont une résolution spatiale de 0.5°. Le choix de QuikSCAT par rapport à NCEP est motivé par un vent côtier plus réaliste qui permet de mieux représenter l'intensité de l'upwelling et un profil de vent plus réaliste qui permet de mieux représenter les courants alongshore malgré la "blind zone" [*Capet et al.*, 2004].

Les flux de surface, sous la forme d'une climatologie mensuelle, proviennent de COADS (Comprehensive Ocean–Atmosphere Dataset), sauf pour la température de surface (SST) qui est contrainte par les champs mensuels AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer). La climatologie de SST a été modifiée de manière équivalente aux vents QuikSCAT afin de rendre les forçages de surface cohérents (voir la partie 5.3 pour plus de détails). Aux frontières, les champs physiques appliqués proviennent de SODA (Simple Ocean Data Assimilation) [*Carton et Guese*, 2008]. En ce qui concerne

TABLE 5.1 – Configuration du modèle ROMS AGRIIF : Description et valeur des paramètres

Variables	Description	Valeurs	Unités
Paramètres liés à la grille du domaine et à la discrétisation spatiale :			
$dx, dy$	Résolution horizontale	15	km
$I \times J$	Taille de la grille sur l'horizontale dans les directions eta et xi	$162 \times 98$	s.d.
$N$	Nombre de niveaux verticaux	32	s.d.
$\theta_S$	Paramètre de contrôle de la couche de surface (coordonnées sigma)	6.5	s.d.
$\theta_B$	Paramètre de contrôle de la couche de fond (coordonnées sigma)	0.0	s.d.
$T_{cline}$	Épaisseur de la couche de surface/fond (coordonnées sigma) pour l'étirement vertical	10.0	m
Paramètres liés à la discrétisation temporelle			
dt	Pas de temps pour les équations en 3 dimensions	900	s
dtfast	Pas de temps pour les équations en 2 dimensions	65	s
Paramètres liés aux frontières			
$x_{sponge}$	Épaisseur de la couche éponge	$250 \cdot 10^3$	m
$v_{sponge}$	Viscosité dans la couche éponge	800	$\text{m}^2 \text{s}^{-1}$
$\tau_{in}$	Coefficient de rappel aux frontières vers l'intérieur du domaine pour les traceurs physiques	1	d
$\tau_{in}$	Coefficient de rappel aux frontières vers l'intérieur du domaine pour les traceurs biologiques	360	d
$\tau_{out}$	Coefficient de rappel aux frontières vers l'extérieur du domaine pour les traceurs	360	d
$\tau_{in}$	Coefficient de rappel aux frontières vers l'intérieur du domaine pour les vitesses	3	d
$\tau_{out}$	Coefficient de rappel aux frontières vers l'intérieur du domaine pour les vitesses	360	d
Paramètres liés au mélange			
$TNUM_2$	Coefficient Laplacien de mélange horizontal de la vitesse (viscosité turbulente)	0.0	$\text{m}^2 \text{s}^{-1}$
$TNUT_2$	Coefficient Laplacien de mélange horizontal des traceurs	0.0	$\text{m}^2 \text{s}^{-1}$
$AktM_{bak}$	Coefficient "background" du mélange vertical de la vitesse	0.0	$\text{m}^2 \text{s}^{-1}$
$AktT_{bak}$	Coefficient "background" du mélange vertical des traceurs	0.0	$\text{m}^2 \text{s}^{-1}$

le modèle NEMURO, les champs biologiques aux frontières sont issus de la climatologie (2000-2007) du modèle OFES couplé à un modèle simple du type NPZD (Nutriment-Phytoplancton-Zooplancton-Détritus). A la différence du modèle NEMURO, ce modèle NPZD ne comporte qu'une seule classe de phytoplancton et de zooplancton. Il a donc été nécessaire de distribuer chacune de ces quantités dans les différents compartiments biologiques du modèle NEMURO. Pour le phytoplancton, un certain nombre d'études ont montré que la taille des organismes est une fonction décroissante de la distance à la côte dans le CCS, avec au large une proportion moyenne de 2/3 et 1/3 pour les petites ( $<1 \mu\text{m}$ ) et grandes ( $>5 \mu\text{m}$ ) tailles [Chavez *et al.*, 1989, Landry *et al.*, 2003]. La plus grande partie de la frontière ouverte de notre modèle étant au large, nous avons ainsi choisi de décomposer le phytoplancton du modèle OFES-NPZD en 2/3 et 1/3, respectivement pour le petit et le grand phytoplancton. Nous avons décidé de répartir le zooplancton entre les 3 classes de taille du modèle NEMURO de manière égale (1/3 pour chaque classe). La concentration aux frontières d'acide silicique est déterminée à partir des champs de nitrate aux frontières. Les données Levitus [Garcia *et al.*, 2006] donnent un rapport moyen  $Si : N$  de l'ordre de 2.0 pour des profondeurs comprises entre la surface et 1000m. Nous avons donc décidé d'imposer aux frontières des concentrations en acide silicique deux fois plus importantes que celles en nitrate. Les autres variables biologiques ( $DON, PON, OPAL, NH_4$ ) sont fixées à zéro aux frontières. La **table 5.2** résume la distribution des quantités biologiques de la climatologie OFES-NPZD dans les variables de NEMURO.

Plusieurs simulations couplées physique-biologie sont réalisées successivement (**Figure 5.1**). Elles diffèrent par les types de forçage utilisés : une climatologie caractéristique des années NPGO positives (NPGO+), une climatologie caractéristique des années NPGO négatives (NPGO-) et une climatologie moyenne (calculée comme la demi-somme des deux premières). De la même manière, trois climatologies pour la SST ont été construites. La première simulation est un spin-up du modèle de circulation seul pendant 30 années (SP-PHY). Les conditions finales de ce spin-up fournissent les conditions initiales du spin-up couplant le modèle de circulation au modèle d'écosystème (SP-BIOPHY). La climatologie des vents de surface et la climatologie de SST de rappel utilisées dans ces deux spin-ups successifs sont les moyennes des deux climatologies NPGO+ et NPGO-nouvellement construites (explication dans la partie 5.3). Après 12 années de simulation



RÉPONSE SAISONNIÈRE ET STRUCTURATION DE L'ÉCOSYSTÈME DU COURANT DE CALIFORNIE AU FORÇAGE DE GRANDE ÉCHELLE NPGO

TABLE 5.2 – Redistribution des quantités biologiques de OFES-NPZD vers NEMURO.

NEMURO	OFES-NPZD
$NO_3$	1 $N$
$Si(OH)_4$	2 $N$
$PS$	2/3 $P$
$PL$	1/3 $P$
$ZS$	1/3 $Z$
$ZL$	1/3 $Z$
$ZP$	1/3 $Z$
$PON$	0
$DON$	0
$NH_4$	0
$Opal$	0

SP-BIOPHY, les conditions finales renseignent les conditions initiales des deux simulations suivantes dites jumelles : la simulation du scénario NPGO+ (forçage avec des vents d'upwelling précoces) et la simulation du scénario NPGO- (forçage avec des vents d'upwelling tardifs).

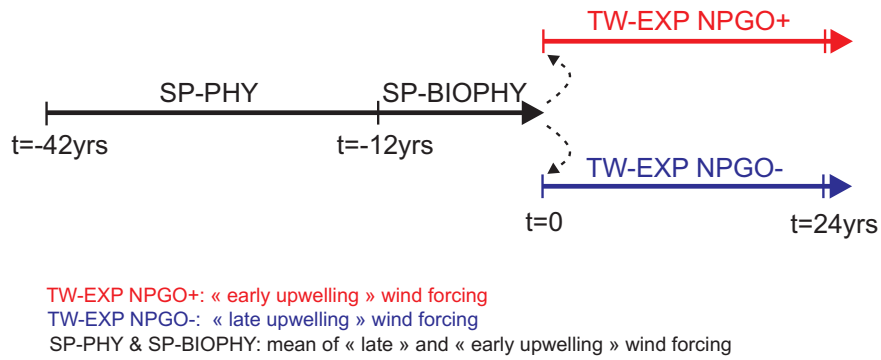


FIGURE 5.1 – Schéma des spin-ups successifs et des expériences. Temps en années.

### 5.3 Construction des climatologies des phases positives et négatives du signal NPGO

Grâce à une analyse des vents NCEP/NCAR (NNR), nous avons montré dans le chapitre 4 qu'il existe un lien entre la saisonnalité de l'upwelling du CCS et le signal à grande échelle NPGO. En phase NPGO, les vents d'upwelling sont en retard et, inversement, ils sont en avance en phase NPGO. Comme expliqué dans la section 5.2, nous avons choisi d'utiliser des vents de surface de la climatologie QuikSCAT afin d'étudier la réponse de l'écosystème à un scénario de vents de type NPGO+ *vs* NPGO-. Les vents QuikSCAT n'étant disponibles que de 2000 à 2008, ils ne permettent pas de reproduire une variabilité décennale cohérente. C'est pourquoi nous avons choisi de créer deux climatologies, l'une pour NPGO+ et l'autre pour NPGO-, en "recalant" les distributions des vents de la climatologie QuikSCAT sur les vents construits avec le produit NNR et détaillés au chapitre 4. Pour cela nous cherchons par exemple dans la climatologie mensuelle QuikSCAT le mois dont la distribution et l'intensité des vents sont les plus proches du mois de janvier de la climatologie NNR en situation NPGO+, et ainsi de suite pour les différents mois de chaque phase NPGO. Le **tableau 5.3** résume ces modifications. Pour rappel, nous avons montré que seuls les vents de décembre à mars sont statistiquement différents d'une phase NPGO à l'autre. Ainsi, les modifications sur les vents QuikSCAT ne concernent que les vents sur la période d'hiver, de décembre à mars. La **figure 5.2** représente les vents synthétiques obtenus, en comparaison avec les vents NNR (*cf. figure 5.2* de la section 4.2) pour chacune des deux phases.

Il est important de souligner que la climatologie QuikSCAT dont nous disposons est calculée sur les années 1999 à 2006, une période majoritairement caractérisée par un signal NPGO positif (**figure 1.9**, section 1.2.2.2 ). Nous avons donc généré une nouvelle climatologie moyenne à partir des deux séries synthétiques NPGO+ et NPGO-, de manière à obtenir des forçages non biaisés pour les différents spinups (SP-PHY et SP-BIOPHY) (**figure 5.3**). Comme prévu, la climatologie d'origine QuikSCAT (**figure 5.4**) est proche de la climatologie obtenue pour NPGO+ (**figure 5.2**, panneaux du haut), avec, entre janvier et février, l'apparition abrupte de forts vents d'upwelling. La climatologie moyenne (**figure 5.3**) se caractérise quant à elle par des vents d'upwelling qui augmentent de manière progressive, plus rapidement qu'en situation NPGO- et moins rapidement qu'en

RÉPONSE SAISONNIÈRE ET STRUCTURATION DE L'ÉCOSYSTÈME DU COURANT DE CALIFORNIE AU FORÇAGE DE GRANDE ÉCHELLE NPGO

---

TABLE 5.3 – Réarrangement des vents mensuels de la climatologie de QuikSCAT pour la construction des climatologies des vents mensuels synthétiques NPGO+ et NPGO-. Le même réarrangement a été fait pour les climatologies de SST.

Mois de référence	Mois QuikSCAT pour NPGO+	Mois QuikSCAT pour NPGO-
Decembre	Decembre	Novembre
Janvier	Janvier	Decembre
Fevrier	Mars	Decembre
Mars	Avril	Janvier

situation NPGO+ (*figure 5.2*, panneaux du bas).

## CONSTRUCTION DES CLIMATOLOGIES DES PHASES POSITIVES ET NÉGATIVES DU SIGNAL NPGO

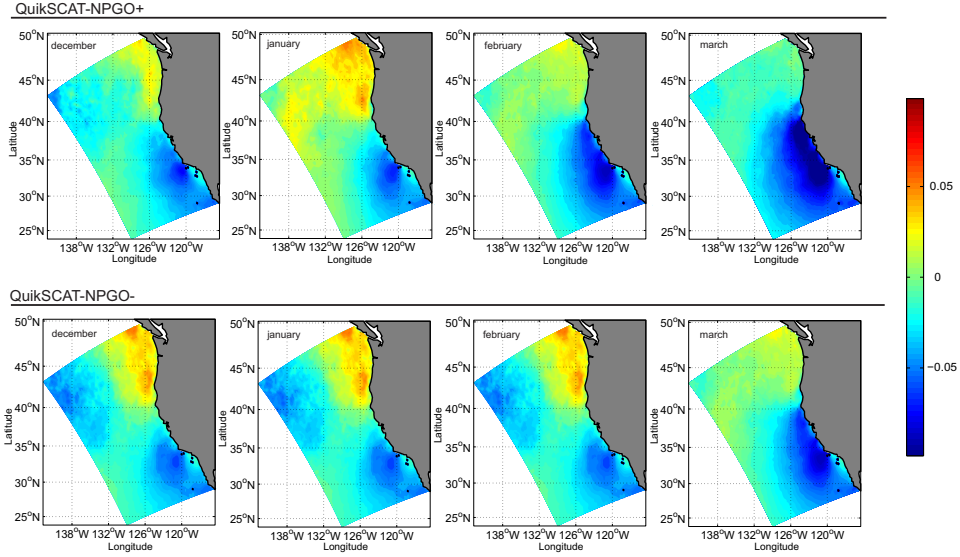


FIGURE 5.2 – Série des vents d'upwelling synthétiques d'hiver obtenue par réarrangement des vents mensuels de la climatologie QuikSCAT utilisés dans l'étude de Capet et al. [2008]. (unité :  $N m^{-2}$ )

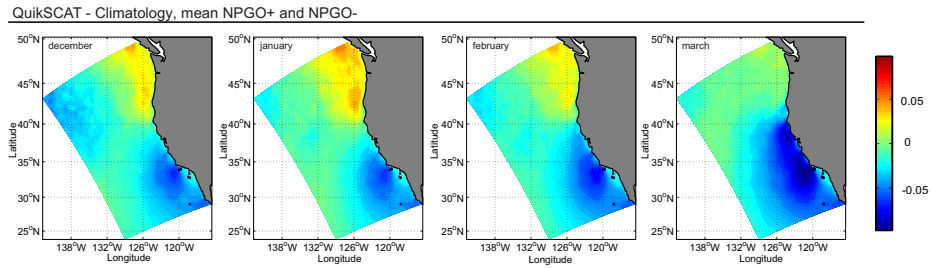


FIGURE 5.3 – Moyenne des séries des vents d'upwelling synthétiques d'hiver QuikSCAT (figure 5.2). Ces vents sont utilisés pour les différents spinups de cette étude (SP-PHY et SP-BIOPHY). (unité :  $N m^{-2}$ )

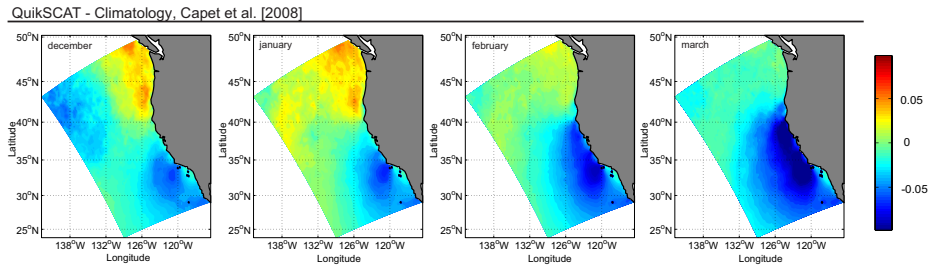


FIGURE 5.4 – Série des vents d'upwelling d'hiver QuikSCAT [Capet et al., 2008]. (unité :  $N m^{-2}$ )

## 5.4 Article 3 : California coastal upwelling onset variability : cross-shore and bottom-up propagation in the planktonic ecosystem

Authors : F. Chenillat<sup>1</sup>, P. Rivière<sup>1</sup>, X. Capet,<sup>2</sup> B. Blanke<sup>2</sup> and P.J. S. Franks<sup>3</sup>

<sup>1</sup> LEMAR, Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, UMR6539 CNRS-Ifremer-IRD-UBO, Institut Universitaire Européen de la Mer, Plouzané, France

<sup>2</sup> LPO, Laboratoire de Physique des Océans, UMR 6523 CNRS-Ifremer-IRD-UBO, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France

<sup>3</sup> Scripps Institution of Oceanography, University of California San Diego, CA, USA

### Abstract

The variability of the California Current System (CCS) is to a large degree driven by the variability in its forcing by regional winds. The timing of the spring transition, *i.e.*, the onset of upwelling-favorable winds, is a particularly important aspect of wind variability in the CCS. Using a realistic physical-biogeochemical model, this study examines the sensitivity of the ecosystem functioning in the CCS to a lead or lag in the spring transition, such as observed during changes in the North Pacific Gyre Oscillation. An early spring transition results in a perturbation in the coastal nutrient input. This perturbation has the largest effect, both in relative amplitude and persistence, hundreds of kilometers offshore and at the highest trophic level of the modeled food web. A budget analysis reveals the processes underlying the concomitant propagation of the perturbation in space offshore and up the food web, and shows the importance of both remineralization and grazing/predation involving large and small plankton species.

### 5.4.1 Introduction

Coastal upwelling systems are known for their high biological productivity and fisheries activity. Long-term variability is characterized by shifts in fish and plankton communities. In the California Current System (CCS), the variability of chlorophyll-a, nutrients, and other key metrics of biological activity is uncorrelated with North Pacific climate modes

such as PDO (Pacific Decadal Oscillation) and ENSO (El Niño Southern Oscillation), but is explained by the recently introduced NPGO (North Pacific Gyre Oscillation) [*Di Lorenzo et al.*, 2008, 2009; *Sydeman and Thompson*, 2010]. The NPGO is the second dominant mode of variability of sea surface height anomalies (SSHa) in the Northern Pacific and is associated with changes in strength of the central and eastern parts of the North Pacific Gyre [*Di Lorenzo et al.*, 2008].

Upwelling in the central and northern CCS exhibits a strong seasonal cycle in response to seasonally varying equatorward winds. Winds become predominantly upwelling-favorable sometime between January and April, with some latitudinal and interannual variability. This is the so-called spring transition. Its timing determines the occurrence of the spring bloom, a dominant signal of the regional ecosystem dynamics. It is strongly influenced by the winter wind conditions. *Chenillat et al.* [2012] revealed the relationship between the timing of the onset of upwelling and the NPGO phase that regulates the winter wind conditions. More precisely, a positive phase of the NPGO is characterized by strong along-shore winter winds leading to early upwelling. Conversely, a negative phase of the NPGO is characterized by weak alongshore winter winds leading to a late onset of upwelling. In the CCS, temporal changes in nutrient input induced by a time lag in the onset of upwelling delays the phytoplankton bloom, which in turn influences the rest of the coastal trophic web [*MacIsaac et al.*, 1985; *Menge et al.*, 1997; *Snyder et al.*, 2003; *Barth et al.*, 2007]. Cross-shore transport may be reduced and become favorable to coastal retention of larvae [*Barth et al.*, 2007]. This scenario was observed in 2005 when unusually low nutrient concentrations caused low primary productivity in spring that affected higher trophic-level life cycles [*Mackas et al.*, 2006; *Henson and Thomas*, 2007]. For example, predators (pelagic fishes, seabirds, sea lions...) were strongly impacted through poor recruitment and reproductivity [*Sydeman and Thompson*, 2010].

Only a few studies have focused on the mechanisms that communicate changes in the timing of the upwelling onset across trophic levels (e.g., *Dorman et al.* [2011] for krill; *Ji et al.* [2010], and references therein). A bottom-up process can certainly be anticipated, but its expression in time and space and the way it affects trophic links are unknown. Building on new findings about the seasonal expression of NPGO and its effect on the onset of upwelling [*Chenillat et al.*, 2012], we investigate the influence of changes in the initiation of upwelling on the structure and functioning of the California Current

planktonic ecosystem. We examine the cross-shore dependence of the ecosystem response to a coastal upwelling perturbation localized in time (winter winds). In particular, we quantify the mechanisms involved in the ecosystem structure and functioning response to a time lag in the onset of upwelling.

We use a realistic hydrodynamic model forced by synthetic winds representative of typical NPGO+ or NPGO- conditions, coupled to an ecosystem model composed of several phytoplankton and zooplankton size classes. In principle, this model has enough complexity to reproduce the two types of food chains observed in the CCS : a short chain characterized by large organisms which dominates nearshore, and a longer food chain composed of a more diverse set of organisms, including smaller ones, offshore [Landry, 1977]. This allows us to carefully examine the ecosystem response to a lag in the upwelling onset timing and show how the perturbation propagates simultaneously in space (across shore) in broad agreement with the classical mixed-layer conveyor view [Botsford *et al.*, 2006] and through the food chain (from autotrophs to heterotrophs), involving small and large planktonic organisms and the regeneration loop.

In section 5.4.2, we describe the numerical tools. The model evaluation is given in section 5.4.3. Our main results are detailed in sections 5.4.4 and 5.4.5, in the light of the issues addressed in this introduction. Finally, before conclude, we discuss our results in section 5.4.7, by working out a synthetic view of the mechanisms at play.

## 5.4.2 Material and methods

### 5.4.2.1 Model description

#### 5.4.2.1.1 Physical Model

The hydrodynamic model is the Regional Ocean Modeling System (ROMS), a three dimensional, free-surface, hydrostatic, eddy-resolving primitive equation ocean model based on the Boussinesq approximation and hydrostatic vertical momentum balance [Shchepetkin and McWilliams, 2005]. ROMS has been used successfully to model the North Pacific and particularly the CCS dynamics [Marchesiello *et al.*, 2003; Di Lorenzo, 2003; Capet *et al.*, 2004; Di Lorenzo *et al.*, 2005, 2008]. The configuration of the model is the same as in Capet *et al.* [2008b], except that the horizontal resolution is 15 km. In the vertical 32  $\sigma$ -coordinate levels are irregularly spaced with a higher reso-

lution near the surface to adequately resolve the upper ocean physics and ecosystem activity. The grid is rotated to follow the general orientation of the California coastline and covers the entire CCS, from the coast to 1000 km offshore and from Baja California (24°N) to Vancouver Island (50°N). The bathymetry is derived from etopo2 (<http://www.ngdc.noaa.gov/mgg/global/etopo2.html>) following the procedure described by *Penven et al.* [2007].

Monthly mean climatologies are used to force the model at the surface and at its lateral boundaries. This is sufficient for the purpose of this study and simplifies the construction of two wind climatologies representative of both phases of the NPGO, NPGO+ and NPGO- [*Chenillat et al.*, 2012]. It is worth noting here that the high temporal resolution atmospheric forcing fields tend to have coastal biases [*Capet et al.*, 2004, 2008b], with possible implications for the system dynamics [*Castelao and Barth*, 2007]. We use a QuikSCAT climatology for the period 2000-2008 at a resolution of 0.25°. To investigate the timing of the onset of upwelling, we manipulate the four monthly wind fields from December to March to obtain two wind forcing functions representative of a late and early upwelling onset, respectively (*table 5.4*).

TABLE 5.4 – Rearrangement of monthly climatological QuikSCAT wind data to build synthetic NPGO+ and NPGO- monthly climatologies. An equivalent re-arrangement was performed for SST.

month of reference	NPGO+	NPGO-
December	December	November
January	January	December
February	March	December
March	April	January

#### 5.4.2.1.2 Ecological Model

The physical model is coupled to the NEMURO (North Pacific Ecosystem Model for Understanding Regional Oceanography) lower trophic level ecosystem model [*Kishi et al.*, 2007], adapted to the North Pacific Ocean. This ecosystem model has been widely used in the CCS [*Rose et al.*, 2007; *Wainwright et al.*, 2007; *Li et al.*, 2010, 2011]. NEMURO consists of 11 state variables : nitrate (NO<sub>3</sub>), ammonium (NH<sub>4</sub>), silicic acid (Si(OH)<sub>4</sub>), a small and a large phytoplankton (PS, representing no-silicious phytoplankton; PL,



representing diatoms), a small, a large, and a predatory zooplankton (ZS, representing ciliates; ZL, representing copepods; ZP, representing euphosiid), particulate and dissolved organic nitrogen (PON and DON), and particulate silica (opal). This model is based on two biogeochemical cycles, for nitrogen and silicon. Nitrogen is found in all living compartments (PS, PL, ZS, ZL, ZP), whereas silica is used by diatoms (PL) and transits to its consumers, ZL and ZP. The ratio  $Si : N$  is fixed in this model.

Coupled with a realistic hydrodynamical model, this ecosystem model is complex enough to reproduce the cross-shore gradient observed in biological fields, and in particular the existence of two distinct ecosystems : nearshore, a short food chain characterized by large organisms; offshore, a long food chain composed of organisms of every size [Landry, 1977]. As in many studies [Powell *et al.*, 2006; Chai *et al.*, 2002], biogeochemical parameters were adjusted for a constant temperature, chosen as 10°C [Wainwright *et al.*, 2007]. The complexity added by temperature dependent processes was deemed unnecessary in the context of this study, in particular because NPGO has no major impact on temperature off California [Di Lorenzo *et al.*, 2008]. We used the phytoplankton parameters tuned for the CCS by Li *et al.* [2010]. The zooplankton parameters were designed for the CCS by comparison with other planktonic model studies [Chai *et al.*, 2002; Gruber *et al.*, 2006; Powell *et al.*, 2006; Rose *et al.*, 2007]. We also used a Holling type III formulation for grazing, which is numerically more stable than the default Ivlev formulation used commonly in NEMURO [Morozov, 2010; Gentleman *et al.*, 2003, and references therein]. Note that Li *et al.* [2011] compared Ivlev and Holling type III grazing formulations in the CCS and showed that they give similar results with no statistical difference. A compilation of the main biological parameters is given in **table 2.4**, **table 2.5** and **table 2.6** (pages 57 to 59). For more details about NEMURO, the reader may refer to Kishi *et al.* [2007]. Initial conditions and monthly-averaged boundary conditions for the biological fields were taken from the high resolution OFES model (Ocean general circulation model For the Earth Simulator; Masumoto *et al.* [2004]; Sasaki *et al.* [2004]; Sasaki *et al.* [2006]) run with a 0.1° horizontal resolution. The OFES model includes a simple ecosystem model (Nutrient-Phytoplankton-Zooplankton-Detritus, or NPZD type) over the whole Pacific domain, integrated numerically from 2000 to 2007. However, the OFES-NPZD model is composed of only 4 biological components, whereas NEMURO has several nutrients, phytoplanktons, zooplanktons, and detritus. With the guidance of open ocean observa-

tions [Chavez *et al.*, 1989 ; Landry *et al.*, 2003], 2/3 (1/3) of OFES phytoplankton was attributed to NEMURO PS (PL), and each zooplankton class of NEMURO received one third of the total OFES zooplankton. Boundary and initial conditions for silicic acid were provided by nitrate profiles taken from the OFES-NPZD model and adjusted by a mean ratio  $Si : N$  of about 2.0, in accordance with the Levitus World Ocean Atlas [Garcia *et al.*, 2006].

#### 5.4.2.2 Set of simulations

A first 30-year spin-up simulation was performed with the physical model only (SP-PHY), and we have verified that the end of this run reached a statistical equilibrium. The final state provides an initial condition for the second spin-up that couples biology and physics (SP-BIOPHY). SP-BIOPHY was run for 12 years. These two spin-up simulations were forced by synthetic SST and QuikSCAT wind data given by the average of the NPGO+ and NPGO- climatologies. Next, we ran two 24-year long experiments for the NPGO+ and NPGO- scenarios (respectively TW-EXP-NPGO+ and TW-EXP-NPGO-). The only differences between these twin experiments were the climatological wind conditions that were representative of the NPGO+ and NPGO- scenarios, respectively ; these two wind fields differ only during wintertime from December to March. The two wind climatologies are based on the study of Chenillat *et al.* [2012] and were constructed by combining the original monthly mean wind fields of the QuikSCAT climatology as described in *table 5.4*. The whole spin-up procedure is summarized in *figure 5.5*.

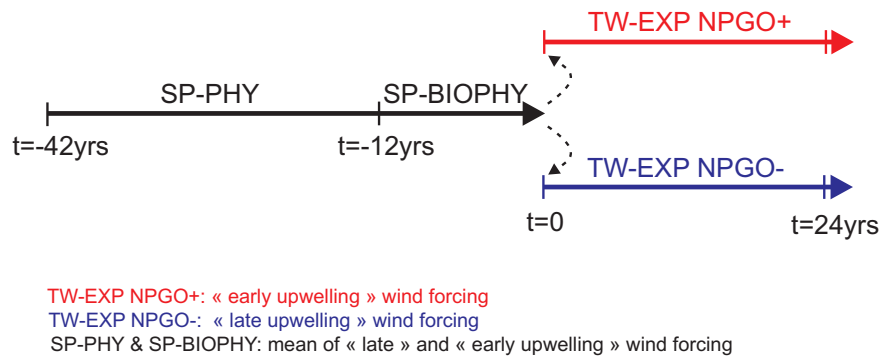


FIGURE 5.5 – Experimental layout. Times are in years.

### 5.4.3 Model Evaluation

The evaluation of the model is based on averages calculated over the final 6 years of SP-BIOPHY, except for eddy kinetic energy (EKE) which requires a longer time series for its computation, with high-frequency outputs for velocity. Therefore, EKE is evaluated in a 30-year-long simulation run of the physical model (using the same forcing as SP-PHY). Annual mean EKE is good proxy for the intensity of mesoscale turbulence. The modeled EKE (**figure 5.6a**) is compared with MADT altimetry data (<http://www.aviso.oceanobs.com/duacs/>) between 1992-2009 (**figure 5.6b**). The model EKE has maximum values around  $120 \text{ cm}^2/\text{s}^2$  in the central CCS, about 300 km from the coast, and minimum values along the coast, similar to the observations. The maximum values of altimetry-derived EKE are higher than the model ( $200 \text{ cm}^2/\text{s}^2$ ) and extend over a broader area, which indicates that the model underestimates EKE. This is a direct consequence of the model resolution that is too coarse to fully resolve mesoscale and submesoscale dynamics in this system [Capet *et al.*, 2008b].

To assess the mean surface circulation in the CCS we compare the annual mean model SSH (**figure 5.7a**) with equivalent AVISO data from 1992-2009 (**figure 5.7b**). The cross-shore gradient (from -0.2 m at the coast to +0.2m offshore) and the placement of the isolines are in fair agreement with the observations, which shows that the intensity of our California Current is realistic. The values nearshore are more negative in the observations than in the model, but altimetric sea level measurement should be used with caution close to shore [Vignudelli *et al.*, 2011].

**Figure 5.8** shows the annual mean model Chlorophyll-a (Chl-a) concentration at 10 m depth and climatological Sea-WIFS (Sea-Viewing Wide Field-of-view Sensor) data averaged over 1997-2005. The model phytoplankton biomass (sum of PS and PL, in  $\text{mmol N m}^{-3}$ ) is converted to Chl-a using a  $C : N$  ratio of 106 : 16, and a conversion from  $C$  to Chl-a based on Cloern *et al.* [1995]. The comparison reveals a general agreement between the model and the observations in the central and southern CCS in a 500 km strip along the coast despite a limited negative bias of the model very nearshore and far offshore. The main discrepancy is found in the northern CCS with a more systematic negative bias in modeled surface Chl-a concentration. Note that our study focuses on central California, where the model best reproduces the observed chlorophyll distribution. Seasonal profiles

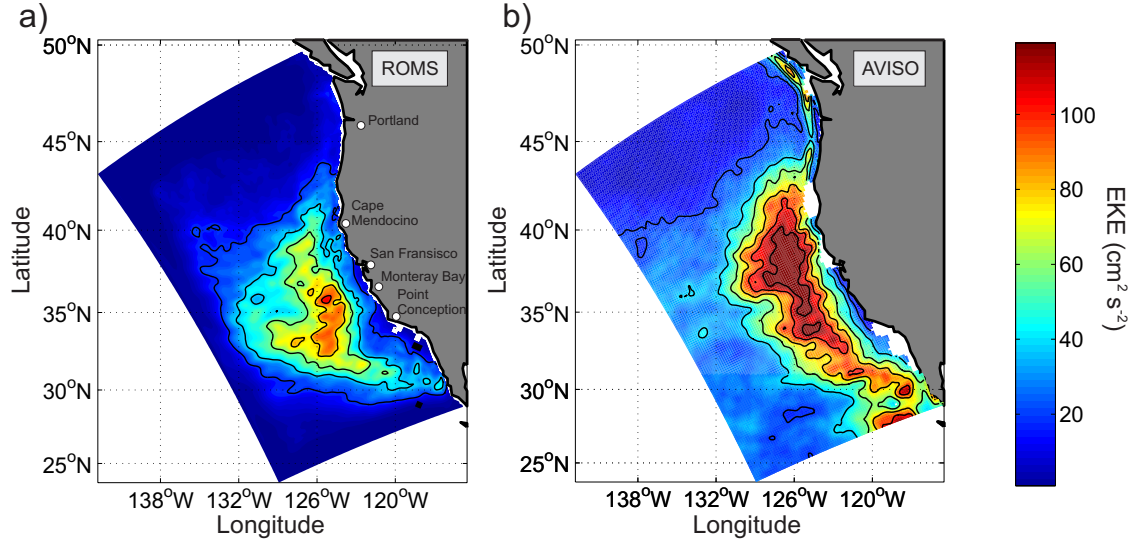


FIGURE 5.6 – Annual mean eddy kinetic energy (EKE) from (a) the model and (b) satellite-derived SSH observations (AVISO, 1992-2009). Units :  $\text{cm}^2/\text{s}^2$ . The contour interval is  $20 \text{ cm}^2/\text{s}^2$ .

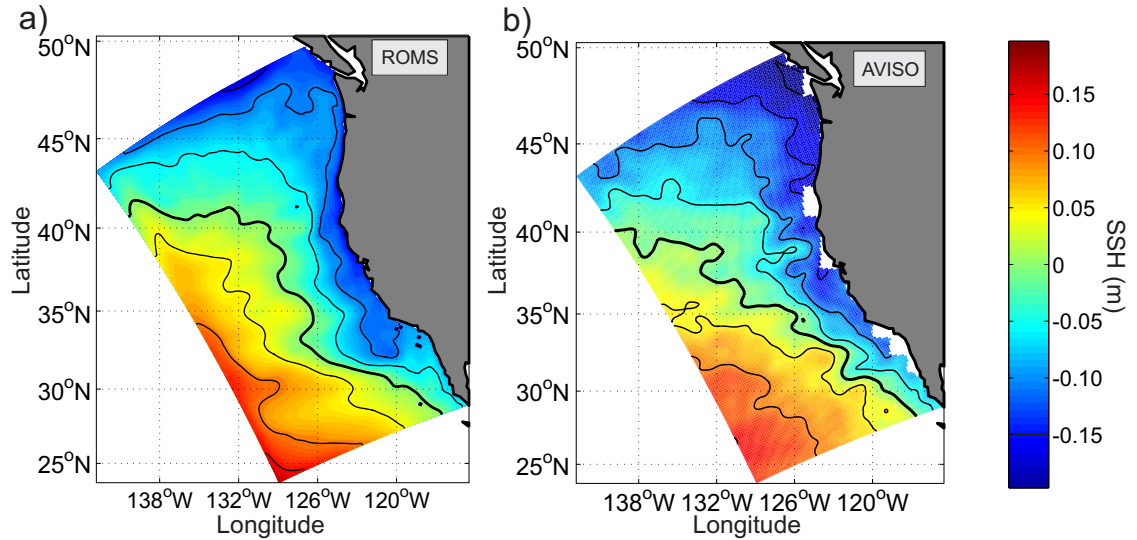


FIGURE 5.7 – Annual mean sea surface height (SSH) from (a) the model and (b) satellite-derived SSH observations (AVISO, 1992-2009). Units : m. The contour interval is 0.05 m and the 0 m contour is in bold.

# RÉPONSE SAISONNIÈRE ET STRUCTURATION DE L'ÉCOSYSTÈME DU COURANT DE CALIFORNIE AU FORÇAGE DE GRANDE ÉCHELLE NPGO

in the central CCS, averaged from Point Conception (34.5°N) to Cape Mendocino (40°N), confirm the model bias in Chl-a nearshore, mainly in spring (*figure 5.8 c-f*). The far offshore negative bias is most prominent in winter and fall, whereas the surface Chl-a concentration is in better agreement with observations during spring and summer.

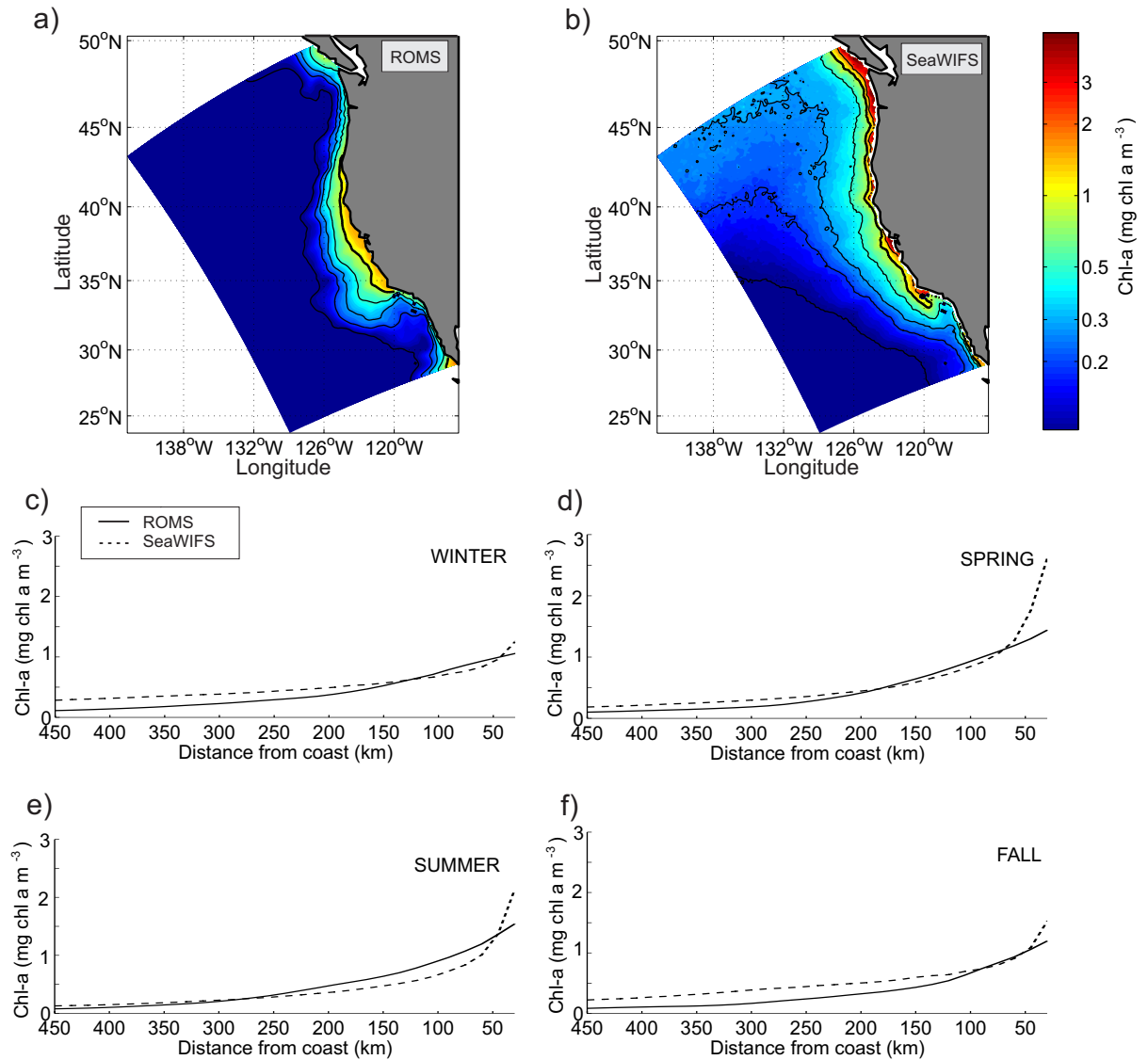


FIGURE 5.8 – Annual mean surface Chlorophyll-a from (a) the model and (b) observations (SeaWiFS, 1997-2005). Seasonal cross-shore profiles of surface Chlorophyll-a averaged for the central CCS (from 34.5°N to 40°N) for the model (solid line) versus observations (SeaWiFS, 1997-2005; dashed line) for (c) winter (January-February-March), (d) spring (April-May-June), (e) summer (July-August-September), (f) fall (October-November-December). Units :  $\text{mg Chl-a m}^{-3}$ .

Finally, we examine the vertical structure of the model (*figure 5.9*). Along line 70 (south of Monterey), from the coast to 350 km offshore a general agreement is found between model and CalCOFI annual mean temperature, nitrate and Chl-a climatologies, including the cross-shore structure of the 13°C isotherm depth (*figures 5.9 a-b*), the 20 mmol N m<sup>-3</sup> isoline (*figures 5.9 c-d*), and the presence of a subsurface maximum in Chl-a (*figures 5.9 e-f*). Some differences are also evident : offshore, the model overestimates Chl-a by a factor of 2 at the surface and by a factor of 3 around the depth of the subsurface maximum (70 m). These differences coincide with a model underestimation of subsurface nitrate concentrations. Close to the coast, the model 12°C isotherm is deeper than in the observations, which suggests that the model fails to accurately represent the mean upwelling intensity.

Overall and despite some weaknesses, the model shows evident skill and realism for both its physical and biogeochemical components. It reproduces a realistic CCS general circulation (for the mean and mesoscale dynamics) and it is able to simulate a seasonal cycle and a spatial cross-shore structure of “bulk phytoplankton” that resemble the observations, at least off central California. In the next section, we analyze the functioning of the modeled biological system and its perturbation by a change in the timing of the onset of upwelling.

#### 5.4.4 Ecosystem response to differential onset of upwelling

We focus on the central CCS, from Point Conception (34.5°N) to Cape Mendocino (40°N). Diagnoses of tracer concentration and tracer budgets are carried out in two subregional boxes : a nearshore box bounded by the latitudes 34.5°N and 40°N, the coastline and a line that follows the mean orientation of the central coast and that is located 150 km offshore, and an offshore box defined similarly, but within two lateral limits situated at 300 and 450 km from the coastline. The vertical extension of both boxes is from the surface down to 100 m (or the ocean bottom in areas shallower than 100 m). The ecosystem response will be described in terms of nitrate and biomass concentrations expressed as nitrogen concentrations. The role of the other components, ammonium and dissolved or particulate nitrogen (involved in the recycling loop), will be discussed in the following sections. For space constraints and clarity, the silicon cycle will be ignored. However, we

RÉPONSE SAISONNIÈRE ET STRUCTURATION DE L'ÉCOSYSTÈME DU COURANT DE CALIFORNIE AU FORÇAGE DE GRANDE ÉCHELLE NPGO

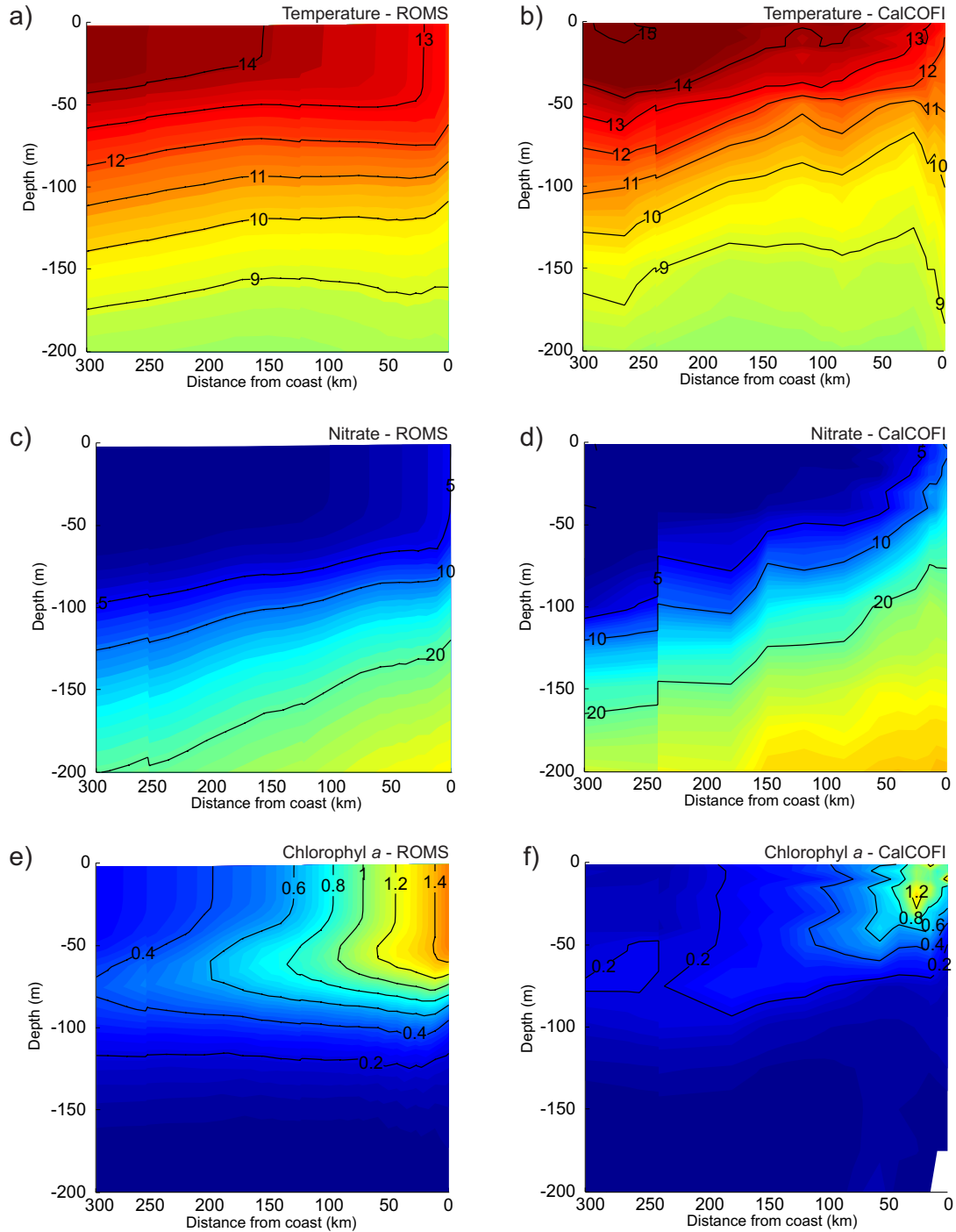


FIGURE 5.9 – Comparison along CalCOFI line 70 of mean vertical sections for the model (left) to observations (right) : (a) and (b) temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ); (c) and (d) nitrate concentration ( $\text{mmol N m}^{-3}$ ); (e) and (f) Chlorophyll-a ( $\text{mg Chl-a m}^{-3}$ ).

have verified that, at least in the model we use, it does not play a significant role in the ecosystem response to a differential upwelling onset.

For the nearshore domain, the annual mean cycle of all model variables (*figure 5.10*) agrees with the observed central California upwelling dynamics and biogeochemistry, regardless of the details of the winter wind. PL, ZL and ZP (*figures 5.10d, f and g*) dominate the nearshore ecosystem biomass with a marked bloom in late winter/early spring, a peak of biomass in early summer, and a return to lower values afterwards. Their evolution roughly mirrors that of SSH (*figure 5.10a*), but with smoother changes. The peak for ZP (*figure 5.10g*) is shifted by about a month compared to that for ZL, and by about 2 weeks to that for PL, in qualitative agreement with a bottom-up forcing of the ecosystem. PS and ZS (*figures 5.10c and e*) are present in much smaller concentrations. The PS bloom appears slightly later (2 weeks) than the PL bloom, and is followed by a smooth peak of ZS in early fall. The evolution of ZS is in quadrature with the evolution of large zooplankton ZL and ZP : it is minimum in spring when the concentrations of the larger plankton size classes increase the fastest, and vice versa in fall.

The mean annual cycles of biogeochemical tracer concentration in the offshore box are 2 to 5 times smaller than in the nearshore box, with a less pronounced (*figures 5.10c-f*) or even reversed ( $\text{NO}_3$ ) seasonal cycle (*figure 5.10b*), except for ZP (*figure 5.10g*). The nearshore box minus the offshore box differences are consistent with tracer maxima originating nearshore and moving offshore with some attenuation. Other more subtle differences deal with the biomass of small (*figure 5.10c and e*) and large (*figures 5.10d, f and g*) plankton size classes. Nearshore, the ecosystem biomass is dominated by large plankton species, whereas the offshore trophic chain is longer and consists of a roughly equal proportion of small and large organisms.

We now study the system response to a perturbation in the onset of upwelling from monthly climatologies of the last 12 years of the TW-EXP-NPGO- and TW-EXP-NPGO+ simulations.

A definition of the onset of upwelling based on sea level drop, indicative of a nearshore horizontal divergence, leads to a 10-day difference between the two simulations (*figure 5.10a*). Wind differences also directly translate into a larger annual stock of nearshore nitrate in the “early upwelling” (NPGO+) simulation. A difference of 15% is observed during December-April (*figure 5.10b*); the change is only 5% when averaged over the



entire year. An impact on plankton nearshore biomasses is observed from January to July. Differences in nearshore biomass of PL (7% in January and 20% in March), ZL (8% and 28%) and ZP (3% and 21%) (*figure 5.10d, f and g*) are consistent with the propagation of the perturbation up the food chain. Interestingly, the small nearshore planktons PS and particularly ZS (*figure 5.10c and e*) are noticeably less affected by the perturbation.

Overall, the winter wind perturbation has a very limited impact on the nearshore ecosystem beyond July. However, a noteworthy consequence of the winter wind perturbation is the presence of a reverse trend in nearshore tracer concentrations in late summer compared with the beginning of the year. Although the trend is of limited amplitude and tends to be smoothed by box averaging, it is apparent for NO<sub>3</sub> from July to October (*figure 5.10b*). In other words, stronger winter winds lead to reduced nitrogen concentrations about 6 months later in conjunction with a sea level rise (*figure 5.10a*) mainly in July and August. Indeed, the response of a linear eastern-boundary system to periodic winds includes free Rossby waves that would propagate offshore for some months and lead to a rise in sea level [*Philander and Yoon, 1982*]. Our non-linear CCS undergoes, on average, a similar SSH evolution and a depression of the upper thermocline (10 to 20 m) that reduces the nutrient input to nearshore areas (not shown).

The effect of the wind perturbation on the offshore ecosystem is distinct and arguably more important. In terms of duration, the increase in biogeochemical concentrations is significant from March to late October, i.e., for most of the year. In particular, the ZP biomass (*figure 5.10g*) is very sensitive to winter winds, with a maximum difference between the two simulations of about 35% in May. Nutrients are a notable exception : they remain strongly depleted throughout the year (*figure 5.10b*).

These results underline a significant offshore propagation of the nearshore nutrient input perturbation, in qualitative agreement with the conceptual view of the mixed-layer conveyor model proposed by *Botsford et al. [2006]* (see their figure 1). As it propagates offshore at a speed of a few cm/s (not shown), the perturbation also propagates up the trophic chain. We now characterize this cross-shore and bottom-up propagation by studying the functioning of the system by means of tracer budgets.

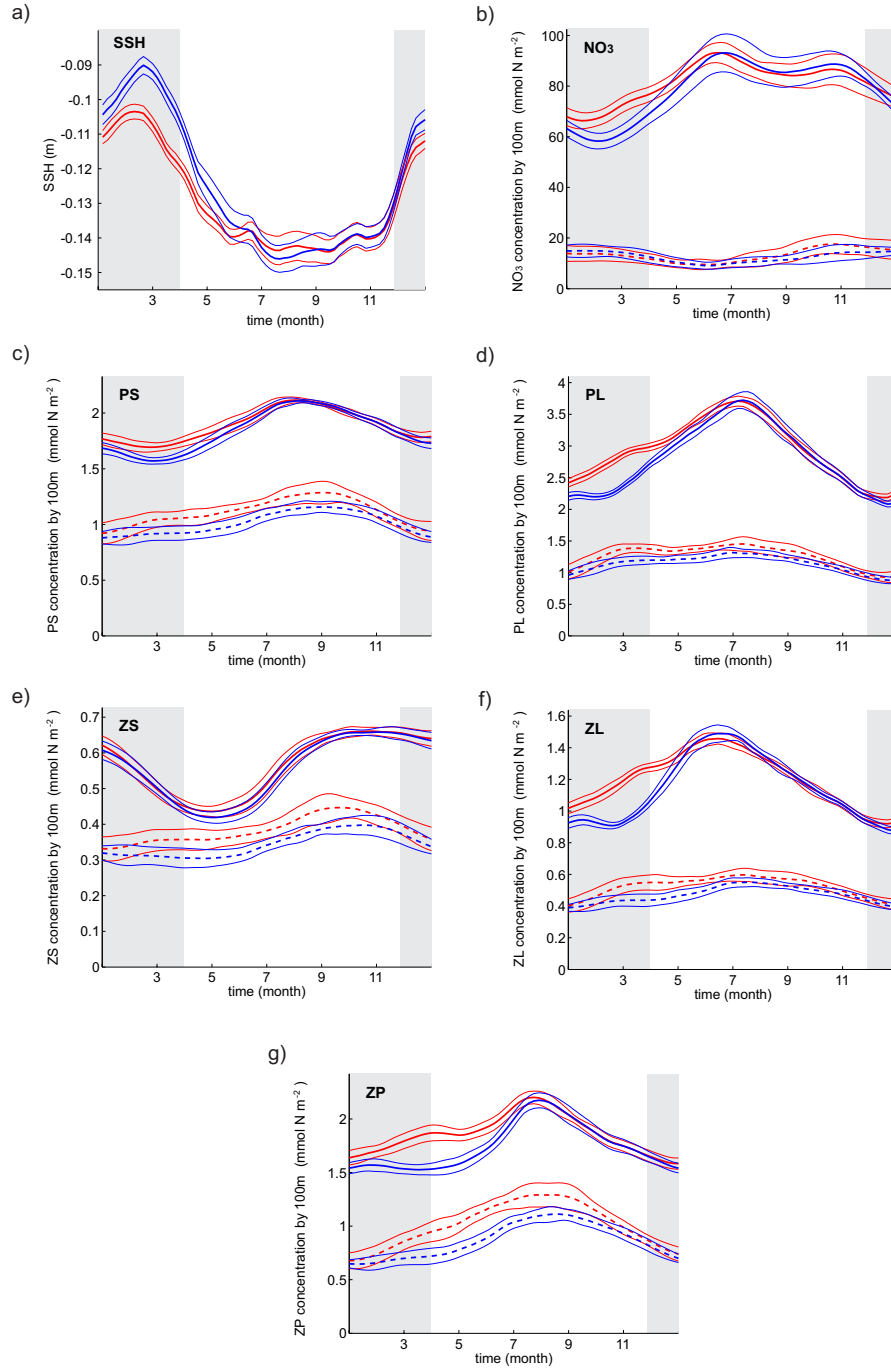


FIGURE 5.10 – Time evolution of key modeled variables in the early upwelling (red) and the late upwelling (blue) scenario, in the central CCS. (a) Nearshore SSH (in m) averaged over a 50 km wide strip along the coast. (b-g) Biological variables (in  $\text{mmol N m}^{-2}$ ) are integrated from the surface to 100 m depth and averaged over the nearshore region (0-150 km offshore, bold solid line) and over the offshore region (300-450 km offshore, bold dashed line) : (b) nitrate; (c) PS; (d) PL; (e) ZS; (f) ZL; (g) ZP. Gray-shadowed areas show the months when winds differ between both scenarios. The thin lines represent the year-to-year variability diagnosed during the 12-year-long scenarios (standard deviation).

### 5.4.5 Cross-shore difference of biological tracers budget

We analyze the propagation of the effects of the winter wind perturbation in space (from nearshore to offshore) and across trophic levels (bottom-up). We do so by studying the physical and biological terms (flux divergences and source/sink terms) that compose the budget of every biological component of the ecosystem within the box framework defined in section 4. Both seasonal (*figure 5.11* and *5.12*) and 12-year averaged (*figure 5.13*) fluxes are shown. For sake of simplicity, only the most important fluxes are presented.

#### 5.4.5.1 Seasonal biological budgets

The origin of the perturbation can be traced back in the nearshore nitrate budget (*figure 5.11a*) : the advection term is larger from January to March under stronger winter upwelling winds. The difference arises primarily from vertical advection (not shown). Over the rest of the year, the nitrate flux divergence remains positive, but some compensation occurs due to the cross-shore (mainly advective) nitrate flux out of the nearshore box in the early upwelling onset case. The advective flux perturbation results mainly in an uptake perturbation : the total phytoplankton uptake increases continuously from January with early upwelling winds, whereas it is constant until the beginning of March with late upwelling winds (*figure 5.11a*). Noticeable nearshore uptake differences are limited to the first half of the year.

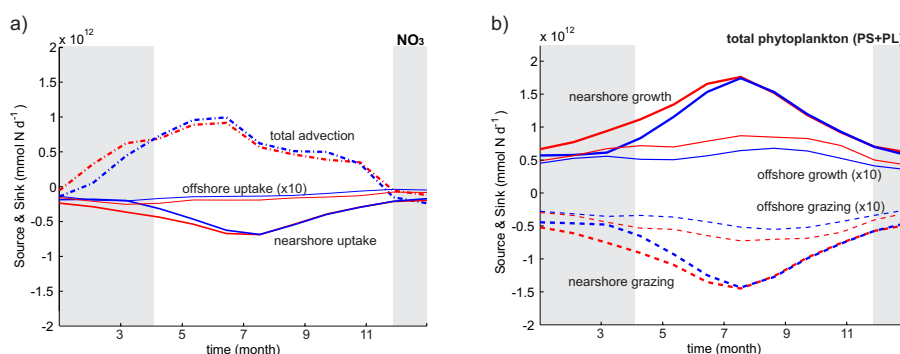


FIGURE 5.11 – Time evolution of nitrogen sources and sinks (in  $\text{mmol N d}^{-1}$ ) in the early upwelling (red) and late upwelling (blue) scenarios : (a) nearshore total advection of nitrate, and nearshore and offshore uptake by total phytoplankton ; (b) nearshore and offshore total phytoplankton growth and grazing. The offshore fluxes are rescaled by the factor 10 for clarity. Gray-shadowed areas show the months when winds differ between both scenarios.

We now turn to nearshore bulk phytoplankton production (*figure 5.11b*). We recall that phytoplankton growth is the sum of new production (nitrate uptake) and regenerated production (ammonium uptake). These two processes are not separately shown in *figure 5.11*, but can be easily estimated as follows : new production is the opposite of nitrate uptake (*figure 5.11a*), and regenerated production is phytoplankton growth (*figure 5.11b*) minus new production. Approximately half of the nearshore phytoplankton growth is associated with ammonium uptake, i.e., with the recycling loop ; the other half is associated with nitrate uptake, i.e., with new production. Moreover, the wind-induced perturbation is of the same order for ammonium and nitrate uptake.

Offshore, total nitrate uptake differences (about 20%) are spread over most of the year (*figure 5.11a*). Unlike the nearshore region, the offshore winter wind-induced perturbation is more important for ammonium uptake than for nitrate uptake. Indeed, the difference between the two upwelling scenarios is about 60% for the total uptake, estimated over the entire year (*figure 5.11b*), which is much more than the 20% difference obtained for nitrate uptake (*figure 5.11a*). Thus, in the offshore region, an early upwelling stimulates regenerated production more efficiently than new production.

For the phytoplankton and zooplankton budgets, the consequences of the upwelling onset perturbation are mainly expressed through the physiological source/sink terms (*figure 5.11b* and *5.12*) while advection plays a modest role (not shown, but its role as a nearshore and offshore source will be discussed below in the context of the annual budgets). For the total phytoplankton, the growth perturbation is largely compensated by anomalous zooplankton grazing (*figure 5.11b*), a signature of propagation up the trophic chain. For all nearshore/offshore zooplankton classes, wind-induced perturbations in net growth are compensated by predation mortality ( 20-25%) and loss (75-80%), the latter being a mixture of excretion, egestion and natural mortality (about 45-50%, 35-40% and 10-20% of the loss, respectively, for small and large zooplankton ; 35-40%, 25-30% and 25-40% for predator zooplankton).

A careful examination of the small and large zooplankton budgets for the nearshore domain (*figures 5.12b-d*) indicates that small zooplankton fluxes are one order of magnitude smaller than the large zooplankton fluxes. We also note that small zooplankton predation mortality is only weakly affected by the winter wind perturbation. This confirms the nearshore dominance of the short food chain involving large species, both in terms of biomass (*figure 5.10*) and inter-size class fluxes (*figure 5.12*). In contrast, in the offshore region, the small and large zooplankton fluxes are of the same order and are equally affected by the winter wind perturbation. Offshore, the entire trophic web is modified by the perturbation. These points are explored in more detail in the next subsection.

#### 5.4.5.2 Annual mean biological budgets

The effects of a winter wind perturbation are discussed using annual mean biological tracers budgets including advection and biological sources and sinks. Nearshore (*figure 5.13a*), a winter wind perturbation has a weak effect on the annual-mean budget, with a less than 10% flux increase (and a less than 7% biomass increase) in the early upwelling wind scenario compared to the late upwelling wind scenario. As described above, the nearshore ecosystem perturbation has a limited duration, roughly from January to March when winds differ (see the difference ratios over that period also given in *figure 5.13*), and the ecosystem (mainly the large plankton species) is significantly stimulated by early upwelling winds. The fluxes involving PL, ZL and ZP experience more than a 30% increase compared to the late upwelling case. Interestingly, the most sensitive food chain is PL to ZL to ZP, with an increase of more than 40%. This chain is stimulated by a significant increase of both new and regenerated production, in similar proportions. The remineralization loop is also enhanced, mainly via zooplankton losses to  $\text{NH}_4$  and PON/DON. This stimulation of the food chain has important consequences for the cross-shore export of biomass, which increases significantly (50%) over the same period. On the other hand, the export of nutrients (nitrate, ammonium) is not affected.

Nearshore the modeled food chain involving small plankton species (PS and ZS) is weakly sensitive to the wind perturbation, as one would expect given the local dominance of large cells. The only significant perturbation of the nearshore fluxes concerns the grazing of PS by ZL in winter; this perturbation is unable to propagate up the small plankton chain

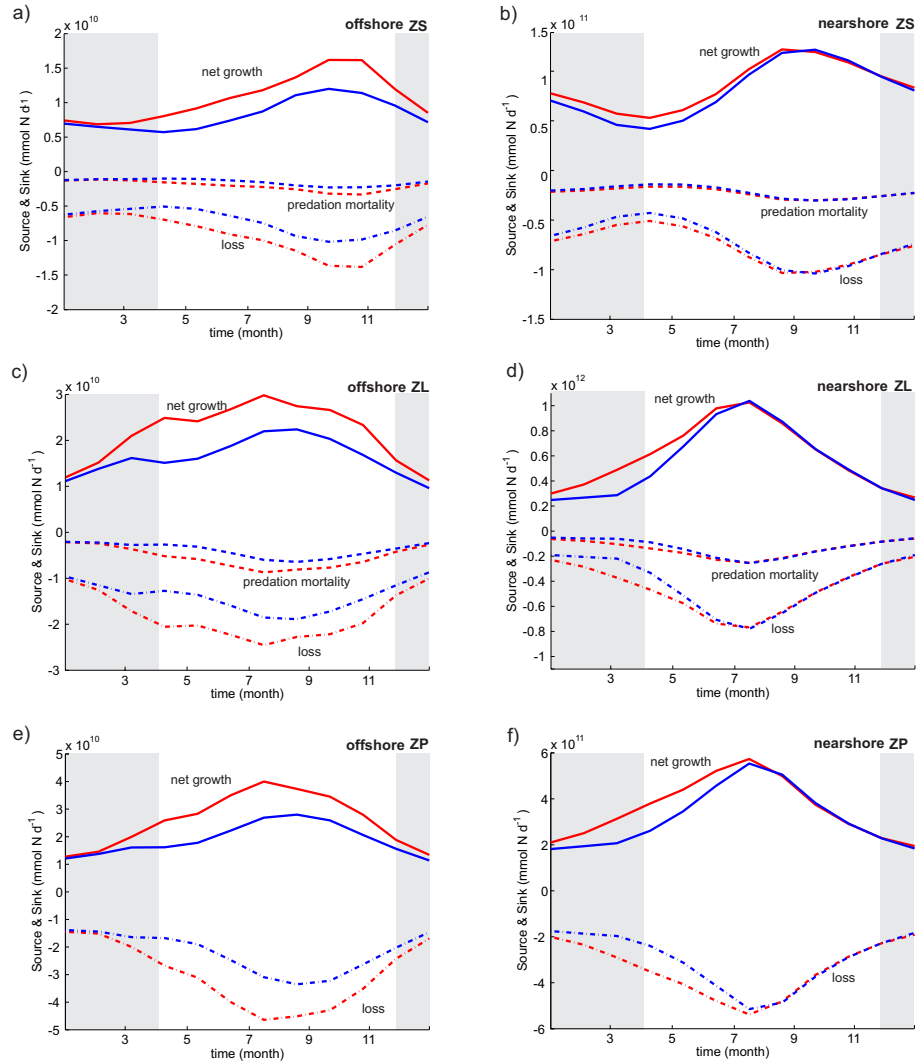


FIGURE 5.12 – Time evolution of biological sources and sinks (in  $\text{mmol N d}^{-1}$ ) in the early upwelling (red) and late upwelling (blue) scenarios, both nearshore (right) and offshore (left) : (a) and (b) small zooplankton (ZS) fluxes; (c) and (d) large zooplankton (ZL) fluxes; (e) and (f) small zooplankton (ZS) fluxes. Gray-shadowed areas show the months when winds differ between both scenarios.

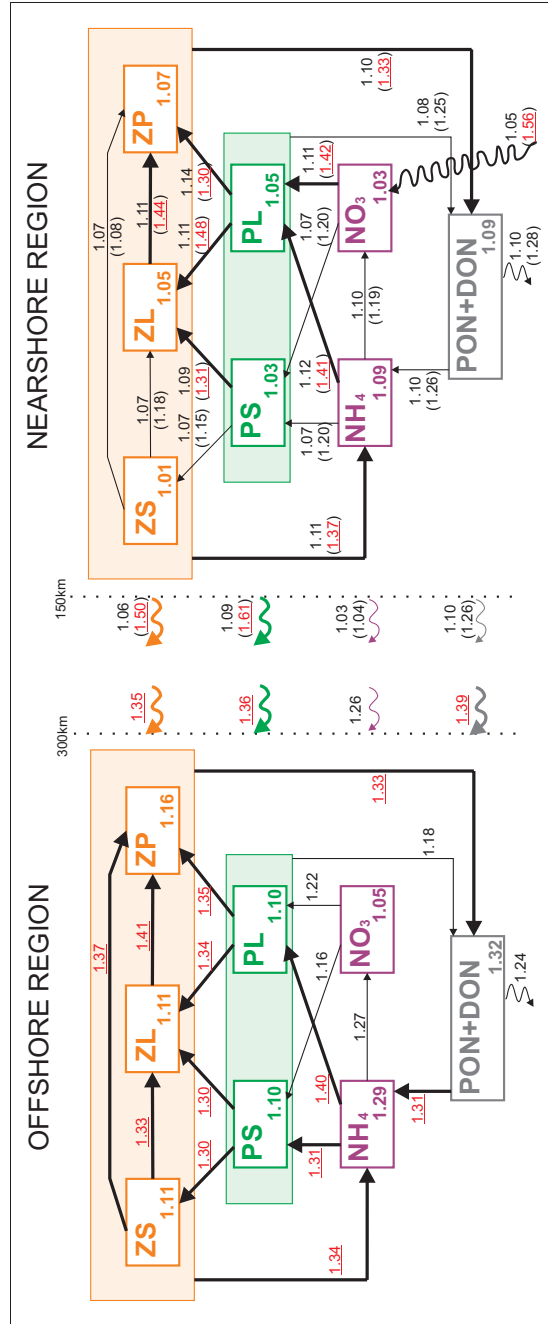


FIGURE 5.13 – Biological (biomasses and fluxes) and advective (fluxes) budget for biological tracers, in the nearshore and offshore boxes. Numbers above arrows indicate the ratios of the early upwelling scenario fluxes to the late upwelling scenario fluxes. Numbers in the main boxes indicate the ratios of the early upwelling scenario annual mean biomasses to the late upwelling scenario annual mean biomasses. Nearshore, the ratios of both the annual and the winter (in brackets) mean fluxes are given. Offshore, only the ratios of the annual means are given. The ratios underlined in red above bold arrows correspond at least to a 30% difference between early and late upwelling scenarios.

because the ZL grazing pressure diverts it.

The effect of the wind perturbation on the offshore budget is significantly larger than on the nearshore budget (**figure 5.13b**). Most annual mean fluxes are  $>30\%$  larger in the early upwelling wind case. Both small and large species are involved in the response to the wind perturbation : primary production, grazing, and predation fluxes are increased by more than 30% in the early upwelling wind case (**figure 5.13b**). The ecosystem stimulation by winter winds benefits ZP the most via predation. It is important to note that the stimulation of the entire food chain is primarily induced by a boost in regenerated production (30% increase for PS and 40% for PL), whereas the new production is only increased by 16% and 22% respectively. This offshore system perturbation stems largely from enhanced cross-shore advection of nearshore material : the physical transport is increased significantly (more than 30%) for biomass, PON and DON, and to a lesser extent for  $\text{NO}_3$  (26%).

Overall, this analysis demonstrates the importance of cross-shore transport of biomass and the recycling loop. Both processes strongly shape the ecosystem response to the winter wind perturbation. As it propagates offshore in the physical space, the low trophic level perturbation is “recycled“ and increasingly migrates up the food chain.

#### 5.4.6 Characterization of the cross-shore transport

As just discussed, the cross-shore advective fluxes bring 30% more organic and inorganic nitrogen to the offshore box in the early winter wind scenario compared to the late winter wind scenario. These differences are statistically significant when considered over the entire year, but the internal variability is too large to be more specific on their seasonality. We relate this to the fact that eddies play a significant role in the offshore export of nutrients. The analysis of more subtle seasonal differences would require statistical averaging over a longer period (*e.g.* Colas *et al.* [2012]).

However, we can quantify the eddy contribution to the advective flux divergence that contributes to the tracer budgets. A mean-eddy decomposition of the cross-shore advection terms is performed following Capet *et al.* [2008b]. For a tracer whose concentration is noted  $c$  and a cross-shore velocity field  $u$ , this amounts to the pointwise computation of  $\langle u'.c' \rangle$ , averaged over the nearshore and offshore boxes. Primed quantities are de-



viations from the 12-year-averaged monthly mean climatology represented by  $\langle u \rangle$  and  $\langle c \rangle$ .

For nitrate concentration, the eddy fluxes represent a significant fraction of the total advection and contribute to nearshore (offshore) dilution (enrichment). In addition, the eddy advective flux is weakly sensitive to the winter wind perturbation. In particular, in a late (early) upwelling wind scenario, the eddy fluxes represent 60% (67%) of the total advective trend nearshore and 52% (65%) offshore. This weak sensitivity might stem from a slight increase in winter-spring EKE in the early upwelling wind scenario compared to a late upwelling wind scenario. However, the statistical significance of this EKE difference is unclear and would need longer simulations with finer horizontal resolution to obtain robust statistics [Flierl and McWilliams, 1977].

For the biomass, the eddy fluxes represent a smaller fraction of the total advective trends than the mean fluxes, and their importance depends on the distance from the coast. Eddies play a minor role in the nearshore budget of phytoplankton and zooplankton : they account for about 10% of the total advection for both biological components. The role of eddies in the offshore budget of phytoplankton and zooplankton biomass is more significant (about 20% of the total advective flux). The sign of their contribution is consistent with the diffusive nature of a mesoscale-driven transport : the eddies tend to increase the tracer concentrations found in the offshore box, at the expense of the nearshore which is richer in nitrogen. However, no significant difference resulting from the wind perturbation was found in these percentages.

A horizontal resolution of about 5 km would allow full resolution of the mesoscale eddies. We anticipate that at such resolution their effect would be increased : Gruber *et al.* [2011] found that eddies reduce new primary production by as much as 70% in a region located 100 to 500 km off central California. Hence, better-resolved eddies would presumably further enhance the offshore propagation of the perturbation. In contrast, a more accurate representation of submesoscale frontal processes would lead to an increased nutrient export away from the euphotic zone that would probably help attenuate the perturbation more rapidly [Lathuillère *et al.*, 2010 ; Gruber *et al.*, 2011]. O(1 km) horizontal resolution simulations would be required to include both of these competing effects and determine their relative importance in the context of winter wind perturbation propagation.

### 5.4.7 Discussion

In this numerical study, we investigated the CCS ecosystem response to a time lag or lead in the onset of upwelling, as observed, for instance, in conjunction with NPGO variability. By analyzing the response in terms of structural changes (in biogeochemical tracer concentrations) and also in terms of dynamics (biogeochemical fluxes), we are able to clarify the mechanisms involved in driving the ecosystem response. The numerical approach relies on a biological and physical coupled model, forced by synthetic winds (derived from a QuikSCAT climatology) that differ during winter (December to March). Despite some deficiencies, the model qualitatively represents the essential features of the CCS planktonic ecosystem (cross-shore gradient, seasonal cycle and depth distribution). The intensity of early season upwelling winds exerts a major impact on the planktonic ecosystem, both in the nearshore region, but more significantly offshore (typically 300-500 km from the coast) where it is stronger, more persistent, and more complex. Nearshore, the ecosystem perturbation is undetectable in all biogeochemical fields after July. Before July, the effect of stronger early upwelling winds simply arises from enhanced vertical nitrate fluxes that stimulate phytoplankton primary production and, in turn, zooplankton population growth. Overall, the changes in the nearshore ecosystem with respect to wind and upwelling changes (11% difference in Ekman transport) are modest, with less than a 7% difference in biomass between the two analyzed solutions (*figure 5.13*).

Offshore, the biomass and biogeochemical tracer concentrations are much lower, but the winter wind perturbation is felt most of the year and its relative amplitude is a factor 2 or more greater than the nearshore. Most importantly, the highest trophic level (predator zooplankton) is by far the most impacted. The processes responsible for the offshore response are subtle and involve a combination of i) cross-shore transport which advects the coastal perturbation offshore at speeds consistent with an Ekman drift, ii) remineralization cycles which provide an increasingly large fraction of the nutrients available for primary production, and iii) relatively efficient transmission up the food chain through successive grazing/predation stages in which both small and large zooplanktons participate.

There is thus a simultaneous propagation of the coastal upwelling/nitrogen perturbation in space (mainly cross-shore, with a modest contribution of eddies in our model)

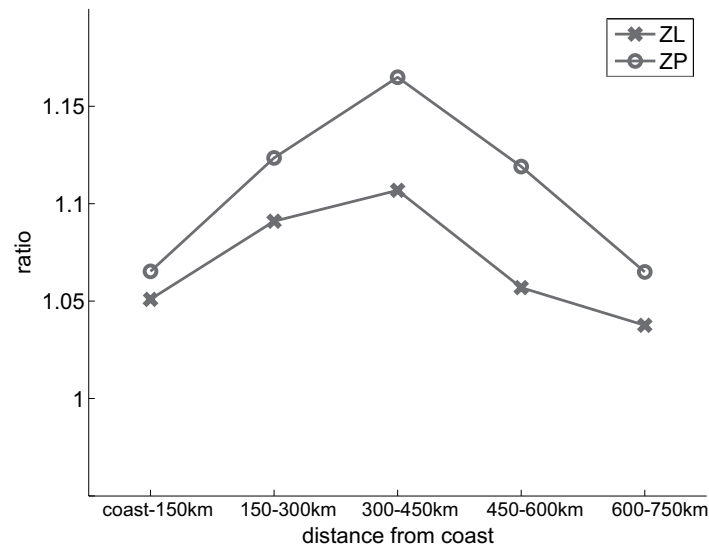


FIGURE 5.14 – Ratio of annual mean biomasses (see caption of figure 9 for details) as a function of the distance from the coast, and computed in successive 150 km-wide boxes. The ratios are given both for the large zooplankton and the zooplankton predator.

and bottom-up in the trophic chain. During this propagation, which occurs over several months, the remineralization loop is very active on time scales of a few days. A total nitrogen (organic plus inorganic) perturbation climbs up the food chain while being transported offshore by the Ekman conveyor belt. Leaks do exist (via sinking and alongshore advection by the California Current), but the typical length scale over which nearshore upwelled nitrogen exits the system is large enough to let the perturbation be felt hundreds of kilometers from the coast. The annual mean ZL and ZP biomass ratios (between early and late upwelling scenarios) are the largest for the box situated 300 to 450 km offshore (*figure 5.14*). This maximum can be explained as follows : nearshore nutrients are abundant, and a reduction or increase of their concentration has less effect on production than farther offshore where they are more strongly limiting (this was checked by computing the phytoplankton nutrient limitation terms). On the other hand, at a distance from the coast of the order of 1000 kilometers (see *figure 5.14*), the perturbation is no longer felt because the enrichment of coastal origin plays a negligible role in the local ecosystem dynamics.

Several processes contribute to shape the cross-shore profile of the ecosystem response (*figure 5.14*) : mean/eddy cross-shore advection, which propagates the anomaly off-

shore; alongshore advection, which advects the anomaly southward; and vertical export through sinking of particulate organic nitrogen (and possibly through subduction), which progressively attenuates the signal as it moves offshore. The representation of these processes and their relative importance depend to some degree on the model parameter settings. The horizontal grid resolution (15 km) is too coarse to simulate frontal processes realistically, so subduction is probably underestimated. The sinking velocities for particulate carbon are high (40 m/day see *table 2.6*, page 59) even though, despite large uncertainties [Moriceau *et al.*, 2007], values around 10 m/day are often preferred in upwelling ecosystem studies [Chai *et al.*, 2002; Powell *et al.*, 2006; Gruber *et al.*, 2006; Koné *et al.*, 2005]. Our choice, which is unfavorable to offshore propagation of coastal perturbations, avoids underestimation of both vertical sinking and subduction which would have raised doubts about the cross-shore structure of the response to wind anomalies. We checked mainly that the cross-shore response of large and predator zooplankton is robust with respect to the parameters that control the remineralization loop (nitrification, remineralization, and decomposition rates).

Our conclusions must be considered with caution as our study lacks realism in several respects. However, we believe they provide valuable original insight concerning ecosystem dynamics and response to large-scale wind anomalies.

Higher trophic levels than those explicitly represented here tend to have marked preferences for the cross-shore location of their habitat. These preferences are seen as a tradeoff between food availability (higher nearshore) and optimal temperature for growth (species-dependent, but offshore waters are generally better suited), predation level (in particular at larval stage; higher in the macrozooplankton-rich nearshore waters), and possibly other factors. Several key CCS species such as the Pacific Sardine are found some distance away from the more eutrophic coastal zone. Our study suggests enhanced sensitivity of the offshore zone to winter wind anomalies as a possible new element to the habitat location trade-off, with a late upwelling season onset having long-lasting detrimental effects. This would need to be tested with observations in which, unfortunately, other processes complicate the ecosystem response to a lag or lead in the upwelling onset timing. The late upwelling observed in 2005 (corresponding to a strong negative NPGO index) had profound consequences for the ecosystem [Sydeman and Thomson, 2010]. In particular, off Oregon, Mackas *et al.* [2006] reported nearshore zooplankton

biomass anomalies persisting many months after the winds returned to normal. They hypothesized that seasonal life history strategies of zooplankton may affect their response to wind anomalies. A Lagrangian submodel would be needed to take zooplankton behavioral traits into account. It would also permit more elaborate analyses of nearshore versus offshore ecosystem sensitivity, through biogeochemical budgets along water parcel or animal trajectories.

## Aknowledgements

The altimeter products were produced by Ssalto/Duacs and distributed by Aviso, with support from Cnes (<http://www.aviso.oceanobs.com/duacs/>).

## 5.5 Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons traité les questions suivantes : quelles sont les conséquences d'un déphasage (une avance ou un retard) du déclenchement de l'upwelling, en accord avec les différentes phases du signal NPGO, sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème du CCS ? Et quels sont les mécanismes mis en jeu ? Pour répondre à ces questions, nous avons choisi une approche numérique qui consiste à coupler un modèle d'écosystème planctonique (NEMURO) à un modèle physique (ROMS), forcé par des vents synthétiques pour chaque phase de l'oscillation NPGO. Ces vents sont dérivés d'une climatologie déduite du produit QuikSCAT, et sont différents pour chaque phase pendant les mois d'hiver (de décembre à mars), de manière à reproduire la différence entre les phases NPGO+ et NPGO- diagnostiquée dans le chapitre 4.

Dans nos deux expériences (upwelling précoce vs upwelling tardif), les nutriments advectés en surface par l'upwelling côtier (sous forme de nitrate et d'acide silicique) sont les premières variables biologiques affectées par ces vents différents, avec une différence faible de 3% sur toute l'année, mais atteignant 11% sur la période pendant laquelle les vents diffèrent. Cet effet est directement lié au déphasage temporel d'une dizaine de jours du déclenchement de l'upwelling entre les deux simulations.

Dans la région près de la côte, deux chaînes trophiques se développent de manière découplée : l'une caractérisée par de petits organismes et l'autre est caractérisée par des

organismes de grande taille. Le fort enrichissement côtier est favorable aux gros organismes qui composent majoritairement la chaîne alimentaire, typique des écosystèmes côtiers dans les régions d'upwelling côtier. Les organismes de petite taille se développent plus faiblement. En proportion, les organismes de grandes tailles (représentés par les compartiments PL, ZL et ZP) sont davantage affectés par la perturbation engendrée par le déphasage de l'upwelling, que les petits organismes (PS et ZS), grâce à des flux biologiques augmentés de 10%.

Dans la région du large, les biomasses sont plus équilibrées entre les petits et les gros organismes. L'écosystème du large est aussi affecté par le déphasage de l'upwelling mais de manière plus homogène entre les différentes classes de taille, et plus marquée, notamment pour le zooplancton prédateur (ZP) dont la biomasse diffère de 18% d'un scénario NPGO à l'autre.

En réponse à ce déphasage, le fonctionnement de l'écosystème est aussi altéré. Près de la côte, un upwelling précoce (NPGO+) permet une activité intense de la croissance phytoplanctonique et du broutage par le zooplancton tôt dans l'année. Cette activité intense est atteinte plus tardivement dans un scénario d'upwelling tardif (NPGO-) du fait d'un retard dans l'apport vertical de nutriments. Dans les deux scénarios, ces taux atteignent le même équilibre en été. Dans la région du large, où les concentrations en azote total sont relativement faibles, le fonctionnement de l'écosystème est ralenti et les taux de croissance et de broutage n'atteignent pas leur maximum, contrairement à la côte. Toutefois, dès février-mars, le transport côte-large a déjà entraîné la perturbation en azote total dans la région du large où la perturbation de la production est entretenue toute l'année à de faibles valeurs.

Finalement, nous avons diagnostiqué une propagation concomitante de la perturbation induite par un changement de la transition printanière i) dans l'espace (surtout dans la direction côte-large) et ii) le long de la chaîne trophique. Plus spécifiquement, le transport moyen de la côte vers le large et, à un certain degré, le transport par les tourbillons participent à la propagation vers le large de la perturbation traduite en quantité azote total. Pendant le transport, la perturbation est transmise d'un niveau trophique ( $n$ ) au niveau supérieur ( $n+1$ ). De manière schématique, la perturbation est transmise vers le large comme un tapis-roulant tout en grimpant le long des différents échelons de la chaîne trophique. Des fuites (export en carbone et perte par advection parallèle à la côte par le

courant de Californie) peuvent survenir mais l'échelle de temps par laquelle les nutriments upwellés à la côte sortent du système est suffisamment grande pour que la perturbation soit visible à quelques centaines de kilomètres au large.







---

## Chapitre 6

# Conclusion Générale

### 6.1 Synthèse des résultats et Discussion

La question générale posée dans cette thèse concerne la nature des mécanismes mis en jeu dans les changements observés de structure et de fonctionnement de l'écosystème du Système du Courant de Californie. Le signal climatique NPGO, récemment mis en évidence, explique une part de la variabilité de quantités biologiques côtières du CCS, plutôt mal corrélées avec les signaux PDO et ENSO. Nous nous sommes donc focalisés sur les rôles respectifs de la variabilité climatique et de la variabilité propre au système sur la dynamique et l'écosystème du CCS. Plus précisément, nous nous sommes interrogés sur le rôle du signal NPGO dans la variabilité observée au sein du CCS à l'échelle pluriannuelle et saisonnière, tant du point de vue dynamique qu'écosystémique.

L'approche numérique a consisté à tester ces mécanismes avec des outils simplifiés (référéncés dans le *tableau 6.1*) tout en gardant le réalisme de la dynamique du CCS. Dans le chapitre 3, la variabilité du transport à laquelle sont soumises les entités biologiques est estimée à l'aide d'un traceur unique, relargué à la côte, sans recours à la complexité d'un modèle d'écosystème. Dans le chapitre 5, nous testons des vents synthétiques déduits des résultats du chapitre 4, pour simuler l'influence sur l'écosystème d'un retard ou d'une avance de la saison d'upwelling directement reliés aux phases du signal NPGO.

La première étude détaillée dans le chapitre 3, a permis de mettre en évidence l'importance du signal NPGO sur la variabilité à l'échelle pluriannuelle tant de l'upwelling que du transport entre la côte et le large. Ce transport cross-shore fait intervenir deux mé-

## CONCLUSION GÉNÉRALE

TABLE 6.1 – *Synthèse des approches numériques idéalisées utilisées dans la thèse*

	Chapitre 3	Chapitre 5
Objectifs	Caractériser la variabilité pluriannuelle de l'upwelling et du transport (côte-large et nord-sud).	Tester la réponse de l'écosystème à la variabilité saisonnière de l'upwelling.
Types de simplification	Traceur passif; processus à sous-méso-échelle non représentés.	Vents synthétiques; processus sous-méso-échelle non représentés; frontières ouvertes avec forçages climatologiques (physique et biologie); écosystème simplifié à 2 ou 3 boîtes par groupe fonctionnel.

canismes : le transport d'Ekman induit par les vents parallèles à la côte et le transport induit par les tourbillons générés par le système même. Ces mécanismes sont susceptibles d'affecter profondément la structure, le fonctionnement et la distribution des écosystèmes. Il est toutefois difficile de tester l'influence de ces mécanismes sur l'écosystème à l'échelle pluriannuelle en raison de la vaste gamme d'échelles associées au forçage par le vent et de la réponse non-linéaire des systèmes biologiques. C'est pourquoi nous nous sommes concentrés sur l'échelle saisonnière et sur les types de modifications simples auxquelles elle est sujette. L'analyse de données de vent, exposée dans le chapitre 4, a permis de mettre en évidence la relation qui existe entre le signal NPGO et la saisonnalité de l'upwelling côtier. En effet, la variabilité du signal NPGO est fortement reliée à l'intensité des vents en saison hivernale, déterminant ainsi la période de déclenchement de l'upwelling. Plus précisément, les années de phase négative de NPGO sont caractérisées par un upwelling tardif, en comparaison aux années de phase positive de NPGO caractérisées par un upwelling précoce. Nous avons ensuite testé dans le chapitre 5 l'influence d'un tel déphasage temporel de l'upwelling sur un écosystème planctonique, en mimant la distribution des vents dans les deux phases opposées du signal NPGO. De manière naturelle, l'écosystème côtier (majoritairement composé d'espèces de grandes tailles) est directement influencé par une productivité plus forte dans un scénario d'upwelling pré-

cocce. Cependant, et de manière contre-intuitive, l'écosystème du large (caractérisé par une chaîne trophique complexe avec des petites et de grandes espèces) s'avère en proportion le plus touché par cette perturbation de l'upwelling, et ce presque toute l'année. La perturbation à la côte se propage en effet au large, transportant l'ensemble des éléments du réseau trophique côtier. Ce changement de phénologie de l'upwelling se répercute de manière plus prononcée vers les maillons trophiques les plus élevés.

Dans notre étude, l'espèce la plus affectée est le zooplancton de grande taille pouvant représenter la communauté de krill. Le krill est une composante charnière de l'écosystème marin puisqu'il se nourrit d'espèces des bas niveaux trophiques (de type planctonique) et représente la source nutritive majeure d'une grande variété d'organismes des hauts niveaux trophiques tels que des oiseaux marins [Ainley *et al.*, 1996], des mammifères marins [Croll *et al.*, 2005] et surtout des espèces de poissons pouvant avoir une forte valeur commerciale [Yamamura *et al.*, 1998]. Le CCS est connu pour ses grands changements de régime observés à l'échelle pluriannuelle au sein des communautés de poissons, incluant une alternance entre les sardines et les anchois, mais aussi au sein des communautés de macrozooplancton, entre les espèces d'eaux chaudes et d'eaux froides [Peterson *et Schwing*, 2003]. Ces alternances d'espèces ont été mises en relation avec le signal PDO, fortement connecté à la température des eaux de surface du CCS. Néanmoins, les études récentes de Sydeman *et Thompson* [2010] ont mis en évidence la relation entre le signal NPGO et certains traits physiologiques (*p. ex.* le succès reproducteur, le recrutement, la mortalité) d'organismes des hauts niveaux trophiques. Au final, ce signal NPGO, fortement lié à la variabilité saisonnière de l'upwelling, et donc à la variabilité de la productivité des premiers maillons trophiques, est susceptible d'affecter la disponibilité en nourriture d'organismes marins situés en haut de la chaîne alimentaire et donc d'affecter leur développement. La variabilité du transport côte-large est une autre explication possible des changements d'espèces puisqu'il favorise ou empêche la rétention de larves dans certaines régions côtières, un des processus clés du succès de recrutement des poissons pélagiques (*cf.* la triade de Bakun [1996]). En définitive, aux vues des résultats de ce travail de thèse, il apparaît important d'examiner la relation entre le signal NPGO et ces changements de communautés. Nous y reviendrons dans les perspectives données à ce travail de thèse.

## 6.2 Limites

La première limite de l'étude menée pendant cette thèse réside dans la résolution horizontale des modèles utilisés dans les chapitres 3 et 5. En effet, la résolution utilisée (une dizaine de kilomètres ou plus) n'est pas pleinement adaptée pour l'échantillonnage précis de mécanismes qui interviennent à méso et surtout à sous-méso échelle. De ce fait, l'estimation de la contribution des tourbillons au transport cross-shore est sous-évaluée par rapport aux observations d'énergie cinétique turbulente (EKE) et aux résultats d'autres modèles de la région utilisant des résolutions plus fines (*p. ex* Lachkar et Gruber [2011]). Par ailleurs, les structures frontales de fine échelle sont propices à la subduction des eaux lourdes, riches en azote. Leur bonne résolution a tendance à faire diminuer la production primaire à la côte via l'export vers le large [Lathuilière et al., 2010; Gruber et al., 2011]. On s'attend donc à une réduction des différences entre NPGO+ et NPGO- dans des solutions résolvant la sous-méso échelle. Néanmoins, les vitesses verticales associées à l'upwelling côtier, et donc l'intensité de l'upwelling, sont elles aussi sous-estimées en raison de la faible résolution utilisée. En effet, la résolution à 10km ne permet pas de résoudre finement la dynamique dans la zone de divergence côtière. Ainsi, la réponse du système en terme d'enrichissement côtier aux changement de phase NPGO est probablement sous-estimée.

L'approche idéalisée du forçage atmosphérique dans le chapitre 5 utilise des vents mensuels climatologiques qui retranscrivent principalement une variabilité saisonnière, négligeant de ce fait les variations à plus haute fréquence. Or les vents d'upwelling présentent des périodes courtes de relaxation [Send et al., 1987] susceptibles de retarder le démarrage de l'upwelling et donc d'influencer la disponibilité de nutriments et la production biologique primaire [Kudela et al., 2006; Largier et al., 2006]. Ces relaxations correspondent à la diminution, voire l'inversion, sur quelques jours de vents autrement favorables à l'upwelling [Send et al., 1987]. Une approche plus réaliste du forçage par les vents serait donc de considérer une longue série temporelle à haute fréquence intégrant de telles variations synoptiques, mais avec une faible résolution spatiale. Une méthode de désagrégation d'échelle, en anglais "downscaling", serait alors une alternative pour appréhender les phénomènes côtiers. Une telle approche permettrait aussi de s'affranchir de la question de la durée des cycles du signal NPGO. En effet, nous avons choisi d'étudier le déphasage

de l'upwelling entre les phases positives et négatives de NPGO en perpétuant une expérience identique sur plusieurs années (12 ans). Sachant que le cycle NPGO est en réalité plus court que la décennie, la mémoire artificielle du déphasage introduite d'une année sur l'autre est susceptible de biaiser à notre analyse. Notons cependant qu'en novembre (juste avant de procéder à une nouvelle différenciation des vents d'upwelling), le système n'est visiblement pas affecté par la perturbation précédente puisque les dynamiques et les biomasses sont similaires dans les deux expériences jumelles (NPGO+ et NPGO-).

Du point de vue de la biologie, la confrontation de nos résultats (chapitres 4 et 5) aux observations n'est pas toujours évidente. Une comparaison avec les données de chlorophylle-*a* de surface SeaWiFS (Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor), disponibles à haute fréquence sur plusieurs années, est toujours possible. Néanmoins, ces données ne sont disponibles que depuis 1997, et ne peuvent donc pas être utilisées à titre de comparaison entre chacune des phases du cycle NPGO. De plus, les campagnes d'échantillonnage en mer sont souvent réalisées sur seulement quelques semaines, de manière éparse sur l'année. Il est donc difficile de valider à haute fréquence et sur une vaste région la réponse des maillons trophiques supérieurs. L'échantillonnage de la région centrale du CCS sur une bande de 500 km de large demanderait ainsi un effort d'échantillonnage démesuré. De plus, les données collectées sont facilement perturbées par des événements synoptiques comme les phénomènes de relaxation cités plus haut.

Dans la région du large, à plus de 500 km des côtes, notre modèle sous-estime la biomasse phytoplanctonique. Cette lacune pose problème dans de nombreux modèles du CCS [Gruber *et al.*, 2006 ; Goebel *et al.*, 2010] et ses sources peuvent être multiples : un problème aux frontières, une prise en compte trop simplifiée de la dynamique phytoplanctonique (en nombre d'espèces ou en processus physiologiques), ou une trop faible résolution horizontale du modèle. Cette sous-estimation a un faible effet sur l'analyse faite dans le chapitre 5 sur des boîtes définies entre la côte et 450 km au large. Par contre, entreprendre ces mêmes diagnostics dans la région plus au large, poserait de réels problèmes d'interprétation. En effet, si cette sous-estimation est due à un problème local d'apport de nutriments (par exemple par le mélange, ou par le rotationnel du vent même si cet effet est peu vraisemblable si loin des côtes), on surestimerait alors, en proportion, l'impact des apports de la côte et donc l'effet du signal NPGO. En revanche, si c'est un problème propre à la paramétrisation de l'écosystème, des diagnostics dans une boîte si éloignée

n'auraient finalement pas beaucoup d'intérêt. Il faudrait d'abord repenser cette paramétrisation au regard de la physiologie des organismes phytoplanctoniques du large, qui sont typiquement de petite taille (0.2 à 2.0  $\mu\text{m}$ ) et dont la production est essentiellement basée sur la régénération via la boucle microbienne. Enfin, la piste de la résolution est tout aussi plausible. En effet, la faible résolution horizontale conduit à une sous-estimation de l'activité de mésoéchelle et donc du transport d'organismes phytoplanctoniques vers le large. Ceci est en accord avec les concentrations en chl-*a* trop importantes localisées dans la CTZ comme indiqué dans l'étude numérique de *Gruber et al.* [2011].

Plusieurs processus biologiques clés ont par ailleurs été négligés. Le premier est le rôle du Fer dans le cycle biologique du phytoplancton, alors que ce composé est connu pour avoir un rôle structurant dans l'écosystème planctonique dans l'espace et dans le temps dans la région du CCS [*King et Barbeau*, 2007]. Plusieurs études ont montré que le Fer joue un rôle sur la régulation de l'accumulation de biomasse non seulement dans les régions d'upwelling côtier mais aussi dans certaines régions du large [*Hutchins et Bruland*, 1998 ; *Hutchins et al.*, 2002]. Le Fer est donc un bon candidat pour expliquer la sous-estimation par le modèle de la biomasse phytoplanctonique dans les régions localisées à la côte et de manière générale dans la région très au large. Le second processus omis est l'agrégation de particules (souvent phytoplanctoniques) [*Mc Cave*, 1984] habituellement expliquée par trois mécanismes : le mouvement brownien, la sédimentation et le cisaillement turbulent [*Jackson*, 1990], intimement lié à la dynamique du système. Cette agrégation a plusieurs effets. Elle modifie la taille des particules et influence la gamme de tailles des consommateurs représentés par le zooplancton. De ce fait, l'agrégation modifie la structure de l'écosystème. L'agrégation influence également l'export vertical de matière biologique. Dans NEMURO, la paramétrisation de ce flux est extrêmement simplifiée : il s'agit d'une vitesse de chute constante des éléments des compartiments d'azote et de silicium organique particulaire, issus des processus de la mortalité naturelle et de l'égestion. Ces flux verticaux ont bien sûr un impact sur l'export de matière vers le fond.

## 6.3 Perspectives

L'analyse des vents a été fructueuse pour étudier la variabilité de facteurs environnementaux en lien avec le signal de grande échelle NPGO. Nous avons tenté de compléter cette

approche sur un plan météorologique en nous intéressant aux trajectoires des tempêtes hivernales (storm tracks) qui s'abattent selon les années sur des régions différentes de la côte ouest des Etats-Unis, à partir de données atmosphériques à haute fréquence. Nous voulions savoir si le retard de l'upwelling du CCS en phase NPGO- était associé à des interruptions fréquentes de ces storm tracks jusque tard dans la saison d'hiver (entraînant une réduction de l'intensité moyenne des vents d'upwelling du fait de l'augmentation de la variabilité aux échelles de temps synoptiques). Nos connaissances restreintes sur les phénomènes atmosphériques et le temps imparti limité laissent cette problématique en suspens. Au final, l'étude des forçages atmosphériques constitue un choix de premier ordre puisque par définition, le signal NPGO est la réponse océanique d'un signal atmosphérique NPO. Il serait néanmoins intéressant d'orienter ces recherches sur d'autres facteurs susceptibles de participer aux différences entre les phases du signal NPGO : des facteurs météorologiques (nébulosité et quantité de lumière disponible pour la biologie) avec l'utilisation de données satellitales, ou océaniques (profondeur de la couche de mélange, activité tourbillonnaire, etc) grâce à l'outil numérique.

L'un des premiers objectifs qui se dessine à l'issue de cette thèse est l'implémentation d'une configuration avec une résolution horizontale 5 km. Elle nous permettra de mieux résoudre les structures tourbillonnaires et, vraisemblablement d'améliorer notre estimation de la part des tourbillons dans le transport cross-shore des entités côtières. Elle devrait aussi nous permettre de mieux estimer le gradient côte-large la concentration en chl-*a* et d'évaluer grossièrement la capacité des structures frontales à découpler partiellement le domaine offshore du domaine côtier en subductant l'azote organique et inorganique.

A partir de cette nouvelle configuration à haute résolution spatiale, nous souhaitons appliquer l'outil lagrangien de suivi des particules ARIANE [Blanke et Raynaud, 1997] aux éléments du modèle d'écosystème NEMURO utilisé dans le chapitre 5. Une des applications possibles de cet outil est l'estimation des temps de résidence à la côte de particules ciblées et plus particulièrement, dans notre expérience, ceux de l'azote upwellé et de l'azote total. L'outil ARIANE est aujourd'hui largement utilisé par la communauté scientifique pour suivre les masses d'eau, marquées par des particules numériques. Notamment, Lachkar et Gruber [2011] ont estimé le temps de résidence des eaux à la côte du CCS à environ 20 jours. Notre étude précisera cette estimation en terme d'azote to-



tal à la côte mais également au large. Nous accéderons également à une estimation plus précise du rôle du transport cross-shore, de la rétention affectant chacune des espèces planctoniques, et de la propagation dans le système de la perturbation engendrée à la côte par un upwelling plus ou moins tardif. Nous serons en mesure de caractériser les types d'organismes (grandes ou petites espèces) majoritairement affectés par le transport réalisé dans la direction côte-large, avec l'hypothèse que ce transport varie avec les échelles de temps biologiques. Cette nouvelle configuration, capable de résoudre les phénomènes à méso-échelle, nous permettra de discuter une des hypothèses clés des biologistes concernant la rétention de particules dans les tourbillons et la formation de points chauds (hot spots) de biomasse [Legaard *et al.*, 2006] en fonction du scénario NPGO+ ou NPGO-. Si cette approche s'avère fructueuse, elle nous permettra d'apporter des réponses à d'autres problématiques posées par les systèmes d'upwelling. Les structures à méso et sous-méso échelles affectent-elles les interactions au sein et entre les écosystèmes ? Ces structures favorisent-elles l'émergence d'un type d'écosystème particulier (courte ou longue chaîne trophique, organismes de petite ou de grosse taille) ? Engendrent-elles l'exclusion de certaines espèces ? Affectent-elles la différenciation des écosystèmes dans la direction côte-large ?

Le modèle d'écosystème choisi s'avère bien approprié à la problématique de la thèse et nous a permis de distinguer clairement un régime côtier et un régime du large entre lesquels se font les échanges de propriétés. Un modèle d'écosystème plus simple (avec une seule classe de taille pour le phytoplancton et une classe pour le zooplancton) ne nous aurait pas permis d'accéder à cette structuration différentielle, ni de diagnostiquer le rôle prépondérant d'un décalage temporel du démarrage de la saison d'upwelling sur les plus hauts niveaux trophiques (crustacés de type krill). Nous avons néanmoins dû simplifier le modèle en négligeant par exemple l'effet de la température sur les processus physiologiques du plancton et sur les vitesses de décomposition et régénération de la matière morte. Les régions d'upwelling sont caractérisées par des eaux relativement froides par opposition aux eaux plus chaudes de la région plus au large. Ce gradient est plus ou moins marqué selon l'efficacité de l'upwelling. Il est susceptible d'affecter l'efficacité des fonctions physiologiques des organismes planctoniques. Maintenant que nous avons identifié la réponse d'un écosystème non dépendant à la température dans un contexte d'upwelling précoce ou tardif, l'introduction d'une dépendance permettrait d'étudier la

sensibilité des organismes à la température de manière différentielle entre la côte et le large.

La paramétrisation du zooplancton s'avère très simplifiée dans le modèle NEMURO en comparaison à certains de ses traits biologiques, notamment pour les deux plus grands zooplanctons de type crustacé (copépode (ZL) et euphausiacé (ZP), dit krill). L'un des traits clés de ces organismes est la possibilité de migrer dans la colonne d'eau à l'échelle de la journée pour se nourrir la nuit en surface et échapper à ses prédateurs le jour : c'est la migration nycthémerale. Un autre trait est son développement en plusieurs étapes : nauplii, copépodites, adultes [Peterson, 1998]. Dans les régions d'upwelling, les organismes effectuent une migration ontogénique c'est-à-dire qu'en fonction du stade de développement et à l'échelle d'une vie, le copépode migre de la côte à quelques dizaines de kilomètres au large, sur la première centaine de mètres de la colonne d'eau, profitant de manière variable des flux advectifs dans la direction côte-large (avec le transport d'Ekman par exemple) ou bien nord-sud (avec le sous-courant). Cette migration est gouvernée par la disponibilité en nourriture et par la lumière [Conover *et al.*, 1988]. Ces deux traits majeurs interviennent à différents niveaux dans notre problématique et seraient facilement intégrables par un modèle en individu centré (IBM pour individual based model) [Batchelder *et al.*, 2002 ; Dorman *et al.*, 2011]. Prendre en compte la migration nycthémerale modifierait très probablement le bilan advectif que nous avons dressé pour le zooplancton avec l'hypothèse qu'il contribuerait moins à l'export d'azote total et donc à la perturbation de notre expérience. Intégrer le processus de migration ontogénique permettrait d'aborder la problématique de l'effet d'un changement de phénologie de l'upwelling sur les événements de concordance (match) ou non-concordance (mismatch) entre les niveaux trophiques impossibles à appréhender avec un modèle trop simplifié pour le zooplancton (comme dans le cas de NEMURO). Dans la perspective d'utiliser des forçages réalistes à long terme, nous pourrions envisager d'utiliser ce type de modèle complexe et étudier la variabilité des processus migratoires en réponse d'une part à la variabilité de l'upwelling et de la disponibilité en nourriture et d'autre part au flux advectif lié au transport d'Ekman et aux tourbillons. Nous serions alors en mesure de caractériser des changements de niches écologiques du zooplancton (à l'échelle spatiale et temporelle) en réponse à la variabilité de l'upwelling. Cette expérience nous fournirait également des clés pour la compréhension de la variabilité de la distribution du zooplancton, donc de la variabilité

## CONCLUSION GÉNÉRALE

---

de la distribution des ressources nécessaires aux maillons trophiques supérieurs, notamment les larves de poissons sujettes au phénomène de match ou mismatch. Ainsi, dans le contexte économique des pêcheries dans le CCS et des alternances majeures observées dans les communautés de poissons, il serait pertinent d'introduire un compartiment de poissons dans notre écosystème, pour estimer la propagation dans la chaîne trophique de la perturbation expérimentée via les larves. Ce travail pourrait se faire avec NEMURO puisque une version de ce modèle, NEMURO.FISH, inclut un modèle IBM [*Werner et al.*, 2006].





## Bibliographie

- Abraham, E. (1998), Stirring by chaotic advection, *Nature*, 39(February), 577–580.
- Ainley, D., L. Spear, and J. Allen (1996), Variation in the diet of Cassin’s auklet reveals spatial, seasonal, and decadal occurrence patterns of euphausiids off California, USA, *Marine Ecology Progress Series*, 137(1-3), 1–10.
- Aita, M., Y. Yamanaka, and M. Kishi (2007), Interdecadal variation of the lower trophic ecosystem in the northern Pacific between 1948 and 2002, in a 3-D implementation of the NEMURO model, *Ecological Modelling*, 202(1-2), 81–94.
- Alexander, M. A. (1992), Midlatitude atmosphere–ocean interaction during El Niño. Part I : The North Pacific Ocean, *Journal of Climate*, 5, 944–958.
- Alexander, M. A., J. D. Scott, and C. Deser (2000), Processes that influence sea surface temperature and ocean mixed layer depth variability in a coupled model, *Journal of Geophysical Research*, 105(C7), 16,823–16,842.
- Alexander, M. A., I. Bladé, M. Newman, J. R. Lanzante, N. C. Lau, and J. D. Scott (2002), “ The Atmospheric Bridge ” Atmosphere, *Journal of Climate*, 15, 2205–2231.
- Allen, J. (1980), Models of Wind-Driven Currents on the Continental Shelf, *Annual Review of Fluid Mechanics*, 12(1), 389–433.
- Arakawa, A. (1972), Design of the UCLA general circulation model, in *Tech.Report No. 7, Department of Meteorology, University of California at Los Angeles*, p. 116.
- Ashok, K., C.-Y. Tam, and W.-J. Lee (2009), ENSO Modoki impact on the Southern Hemisphere storm track activity during extended austral winter, *Geophysical Research Letters*, 36(12), 1–5.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- Bakun, A. (1973), Coastal upwelling indices, west coast of North America, 1946-71, *NOAA Tech. Rep., NMFS SWFSC*, 671, 114 pp.
- Bakun, A. (1996), Patterns in the ocean, in *Ocean processes and marine population dynamics*, Mexico : University of California Sea Grant.
- Barber, R. T., and R. L. Smith (1981), Coastal upwelling ecosystems, in *Analysis of Marine Ecosystems*, edited by A. R. Longhurst, pp. 31–68, Academic Press.
- Barry, J. P., C. H. Baxter, R. D. Sagarin, and S. E. Gilman (1995), Climate-related, long-term faunal changes in a california rocky intertidal community., *Science*, 267(5198), 672–675.
- Barth, J. A., B. A. Menge, J. Lubchenco, F. Chan, J. M. Bane, A. R. Kirincich, M. A. Mc Manus, K. J. Nielsen, S. D. Pierce, and L. Washburn (2007), Delayed upwelling alters nearshore coastal ocean ecosystems in the northern California current., *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(10), 3719–24.
- Batchelder, H. P., and M. Kashiwai (2007), Ecosystem modeling with NEMURO within the PICES Climate Change and Carrying Capacity program, *Ecological Modelling*, 202(1-2), 7–11.
- Batchelder, H. P., and T. M. Powell (2002), Physical and biological conditions and processes in the northeast Pacific Ocean, *Progress In Oceanography*, 53(2-4), 105–114.
- Batteen, M. L., N. J. Cipriano, and J. T. Monroe (2003), A Large-Scale Seasonal Modeling Study of the California Current System, *Journal of Oceanography*, 59(5), 545–562.
- Bernal, P. A. (1981), A review of the low-frequency response of the pelagic ecosystem in the california current, *Reports of California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Calcofi Rep*, XXII, 49–62.
- Black, B. A., G. W. Boehlert, and M. M. Yoklavich (2008), Establishing climate-growth relationships for yelloweye rockfish (*Sebastes ruberrimus*) in the northeast Pacific using a dendrochronological approach, *Fisheries Oceanography*, 17(5), 368–379.

- Black, B. A., I. D. Schroeder, W. J. Sydeman, S. J. Bograd, B. K. Wells, and F. B. Schwing (2011), Winter and summer upwelling modes and their biological importance in the California Current Ecosystem, *Global Change Biology*, 17(8), 2536–2545.
- Blanke, B., and S. Raynaud (1997), Kinematics of the Pacific Equatorial Undercurrent : An Eulerian and Lagrangian Approach from GCM Results, *Journal of Physical Oceanography*, 27(6), 1038–1053.
- Bograd, S. J. (2002), On the changing seasonality over the North Pacific, *Geophysical Research Letters*, 29(9), 9–12.
- Bograd, S. J., and R. J. Lynn (2001), Physical-biological coupling in the California Current during the 1997-99 El Niño-La Niña cycle, *Geophysical Research Letters*, 28(2), 275–278.
- Bograd, S. J., P. M. Digiacomo, R. Durazo, T. L. Hayward, K. D. Hyrenbach, R. J. Lynn, A. W. Mantyla, F. B. Schwing, W. J. Sydeman, T. Baumgartner, B. E. Lavaniegos, and C. S. Moore (2000), The state of the California Current, 1999-2000 : Forward to a new regime ?, *Reports of California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Calcofi Rep*, 41, 26–52.
- Bograd, S. J., I. Schroeder, N. Sarkar, X. Qiu, W. J. Sydeman, and F. B. Schwing (2009), Phenology of coastal upwelling in the California Current, *Geophysical Research Letters*, 36(1), 1–5.
- Botsford, L., C. Lawrence, E. P. Dever, A. Hastings, and J. Largier ( ), *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*.
- Brink, K. H. (1991), Coastal-trapped waves and wind-driven currents over the continental shelf, *Annual Review of Fluid Mechanics*, 23(1), 389–412.
- Brinton, E., and A. Townsend (2003), Decadal variability in abundances of the dominant euphausiid species in southern sectors of the California Current, *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 50(14-16), 2449–2472.
- Brzezinski, M. A. (1985), The Si :C :N ratio of marine diatoms : interspecific variability and the effect of some environmental variables, *Journal of Phycology*, 21(3), 347–357.



## BIBLIOGRAPHIE

---

- Capet, X., P. Marchesiello, and J. C. Mc Williams (2004), Upwelling response to coastal wind profiles, *Geophysical Research Letters*, *31*(13), 1–4.
- Capet, X., J. C. Mc Williams, M. J. Molemaker, and A. F. Shchepetkin (2008a), Mesoscale to Submesoscale Transition in the California Current System. Part I : Flow Structure, Eddy Flux, and Observational Tests, *Journal of Physical Oceanography*, *38*(1), 29–43.
- Capet, X., F. Colas, J. C. Mc Williams, P. Penven, and P. Marchesiello (2008b), Eddies in Eastern Boundary Subtropical Upwelling Systems, *Geophysical Monograph*, pp. 1–18.
- Carton, J. A., and B. S. Giese (2008), A Reanalysis of Ocean Climate Using Simple Ocean Data Assimilation (SODA), *Monthly Weather Review*, *136*(8), 2999–3017.
- Castelao, R. M., and J. A. Barth (2007), The Role of Wind Stress Curl in Jet Separation at a Cape, *Journal of Physical Oceanography*, *37*(11), 2652–2671.
- Center, N. G. D. (1988), Digital relief of the Surface of the Earth.
- Centurioni, L. R., J. C. Ohlmann, and P. P. Niiler (2008), Permanent meanders in the California Current System, *Journal Of Physical Oceanography*, *38*(8), 1690–1710.
- Chai, F., R. Dugdale, T. Peng, F. Wilkerson, and R. Barber (2002), One-dimensional ecosystem model of the equatorial Pacific upwelling system. Part I : model development and silicon and nitrogen cycle, *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, *49*(13-14), 2713–2745.
- Chavez, F. (1989), Size distribution of phytoplankton in the central and eastern tropical Pacific, *Global Biogeochemical Cycles*, *3*(1), 27–35.
- Chavez, F., and M. Messié (2009), A comparison of Eastern Boundary Upwelling Ecosystems, *Progress In Oceanography*, *83*(1-4), 80–96.
- Chavez, F., R. T. Barber, P. M. Kosro, A. Huyer, S. R. Ramp, T. P. Stanton, and B. Rojas de Mendiola (1991), Horizontal Transport and the Distribution of Nutrients in the Coastal Transition Zone off Northern California : Effects on Primary Production, Phytoplankton Biomass and Species Composition, *Journal of Geophysical Research*, *96*(C8), 14,833–14,848.

- Chavez, F., J. T. Pennington, C. G. Castro, J. P. Ryan, R. P. Michisaki, B. Schlining, P. Walz, K. Buck, A. McFadyen, and C. A. Collins (2002), Biological and chemical consequences of the 1997–1998 El Niño in central California waters, *Progress In Oceanography*, 54(1-4), 205–232.
- Chavez, F., J. P. Ryan, S. E. Lluch-Cota, and M. Niquen C (2003a), From anchovies to sardines and back : multidecadal change in the Pacific Ocean., *Science*, 299(5604), 217–221.
- Checkley, D. M., and J. A. Barth (2009), Patterns and processes in the California Current System, *Progress In Oceanography*, 83(1-4), 49–64.
- Chelton, D. B., P. A. Bernal, and J. A. Mc Gowan (1982a), Large-scale interannual physical and biological interaction in the California Current, *Journal of Marine Research*, 40(4), 1095–1125.
- Chelton, D. B., M. G. Schlax, R. M. Samelson, and R. A. de Szoeke (1982b), Large-scale interannual physical and biological interaction in the California Current, *Geophysical Research Letters*, 34(L15606), 1095–1125.
- Chelton, D. B., M. G. Schlax, M. H. Freilich, and R. F. Milliff (2004), Satellite measurements reveal persistent small-scale features in ocean winds., *Science*, 303(5660), 978–983.
- Chenillat, F., P. Rivière, X. Capet, E. Di Lorenzo, and B. Blanke (2012), North Pacific Gyre Oscillation modulates seasonal timing and ecosystem functioning in the California Current upwelling system, *Geophysical Research Letters*, 39(L01606), 1–6.
- Chereskin, T. K., M. Y. Morris, P. P. Niiler, P. M. Kosro, R. L. Smith, S. R. Ramp, C. A. Collins, and D. L. Musgrave (2000), Spatial and temporal characteristics of the mesoscale circulation of the California Current from eddyresolving moored and shipboard measurements, *Journal of Geophysical Research*, 105(C1), 1245–1269.
- Chhak, K., and E. Di Lorenzo (2007), Decadal variations in the California Current upwelling cells, *Geophysical Research Letters*, 34(14), 1–6.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- Chhak, K., E. Di Lorenzo, N. Schneider, and P. F. Cummins (2009), Forcing of Low-Frequency Ocean Variability in the Northeast Pacific, *Journal of Climate*, *22*(5), 1255–1276.
- Cloern, J. E., C. Grenz, and L. Videgar-Lucas (1995), An empirical model of the phytoplankton chlorophyll : carbon ratio-the conversion factor between productivity and growth rate, *Limnology and Oceanography*, *40*(7), 1313–1321.
- Colas, F., J. C. Mc Williams, X. Capet, and J. Kurian (2012), Heat balance and eddies in the Peru-Chile current system, Climate Dynamics, *Climate Dynamics*, *39*(1–2), 509–529.
- Combes, V., E. Di Lorenzo, and E. Curchitser (2010a), Interannual and decadal variations in cross-shelf transport in the gulf of Alaska, *Journal of Physical Oceanography*, *39*, 1050–1059.
- Combes, V., E. Di Lorenzo, S. Hormazabal, P. T. Strub, and D. Putrasahan (2010b), Modelling interannual and decadal variability in the Humbolt Current Upwelling System, *Journal of Physical Oceanography*, *submitted*.
- Conover, R. J., A. W. Bedo, A. W. Herman, E. J. H. Head, and L. R. H. E. P. W. Harris (1988), Never trust a copepod : some observations on their behavior in the Canadian Arctic, *Bulletin of Mar Sci*, *43*(3), 650–662.
- Croll, D., B. Marinovic, S. Benson, F. Chavez, N. Black, R. Tero, and B. Tershy (2005), From wind to whales : trophic links in a coastal upwelling system, *Marine Ecology Progress Series*, *289*, 117–130.
- Cushing, D. H. (1969), The Regularity of the Spawning Season of Some Fishes, *ICES Journal of Marine Science*, *33*(1), 81–92.
- Cushing, D. H. (1975), *Marine ecology and fisheries*, 278 pp.
- Denman, K. L., and A. E. Gargett (1995), Biological-Physical Interactions in the Upper Ocean : The Role of Vertical and Small Scale Transport Processes, *Annual Review of Fluid Mechanics*, *27*(1), 225–256.

- Di Lorenzo, E. (2003), Seasonal dynamics of the surface circulation in the Southern California Current System, *Deep-Sea Research Part II*, 50, 2371–2388.
- Di Lorenzo, E., A. J. Miller, N. Schneider, and J. C. Mc Williams (2005), The Warming of the California Current System : Dynamics and Ecosystem Implications, *Journal of Physical Oceanography*, 35(3), 336–362.
- Di Lorenzo, E., N. Schneider, K. M. Cobb, P. J. S. Franks, K. Chhak, A. J. Miller, J. C. Mc Williams, S. J. Bograd, H. Arango, E. Curchitser, T. M. Powell, and P. Rivière (2008), North Pacific Gyre Oscillation links ocean climate and ecosystem change, *Geophysical Research Letters*, 35(8), 1–6.
- Di Lorenzo, E., J. Fiechter, N. Schneider, A. Bracco, A. J. Miller, P. J. S. Franks, S. J. Bograd, A. M. Moore, A. C. Thomas, W. Crawford, A. Peña, and A. J. Hermann (2009), Nutrient and salinity decadal variations in the central and eastern North Pacific, *Geophysical Research Letters*, 36(14), 2003–2008.
- Di Lorenzo, E., K. M. Cobb, J. C. Furtado, N. Schneider, B. T. Anderson, A. Bracco, M. A. Alexander, and D. J. Vimont (2010), Central Pacific El Niño and decadal climate change in the North Pacific Ocean, *October*, 3(October), 762–765.
- Dorman, J. G., S. M. Bollens, and A. M. Slaughter (2005), Population biology of euphausiids off northern California and effects of short time-scale wind events on *Euphausia pacifica*, *Marine Ecology Progress Series*, 288, 183–198.
- Dorman, J. G., T. M. Powell, W. J. Sydeman, and S. J. Bograd (2011), Advection and starvation cause krill (*Euphausia pacifica*) decreases in 2005 Northern California coastal populations : Implications from a model study, *Geophysical Research Letters*, 38(4), 1–5.
- Drinkwater, K. F., G. Beaugrand, M. Kaeriyama, S. Kim, G. Ottersen, R. I. Perry, H.-O. Pörtner, J. J. Polovina, and A. Takasuka (2010), On the processes linking climate to ecosystem changes, *Journal of Marine Systems*, 79(3-4), 374–388.
- Enfield, D. B. (1987), The intraseasonal oscillation in Eastern Pacific sea levels : How is it forced?, *Journal of Physical Oceanography*, 17(11), 1860–1876.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- Eppley, R. (1972), Temperature and phytoplankton growth in the sea, *Fishery Bulletin*, 70(4), 1063–1085.
- Falkowski, P. G. (1994), The role of phytoplankton photosynthesis in global biogeochemical cycles, *Photosynthesis Research*, 39(3), 235–258.
- Fasham, M. J. R., H. W. Ducklow, and S. M. Mc Kelvie (1990), A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer, *aug*, 48(3), 591–639.
- Flierl, G., and J. C. Mc Williams (1977), On the sampling requirements for measuring moments of eddy variability, *Journal of Marine Research*, 35, 797–820.
- Francis, R. C., S. R. Hare, A. B. Hollowed, and W. S. Wooster (1998), Effects of interdecadal climate variability on the oceanic ecosystems of the NE Pacific, *Fisheries Oceanography*, 7(1), 1–21.
- Garcia, H. E., R. A. Locarnini, T. P. Boyer, and J. I. Antonov (2006), World Ocean Atlas 2005. Vol. 4, Nutrients (phosphate, nitrate, silicate).
- Garçon, V., A. Oschlies, S. C. Doney, D. Mc Gillicuddy, and J. Waniek (2001), The role of mesoscale variability on plankton dynamics in the North Atlantic, *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 48(10), 2199–2226.
- Gentleman, W., A. Leising, B. Frost, S. Strom, and J. Murray (2003), Functional responses for zooplankton feeding on multiple resources : a review of assumptions and biological dynamics, *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 50(22-26), 2847–2875.
- Goebel, N. L., C. A. Edwards, J. P. Zehr, and M. J. Follows (2010), An emergent community ecosystem model applied to the California Current System, *Journal of Marine Systems*, 83(3-4), 221–241.
- Goericke, R., E. L. Venrick, A. W. Mantyla, S. J. Bograd, F. B. Schwing, A. Huyer, R. L. Smith, P. Wheeler, R. Hooff, and W. T. Peterson (2005), The state of the California Current, 2004-2005 : still cool?, *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*, 46, 32–71.

- Gordon, A. L., C. F. Giulivi, C. M. Lee, H. H. Furey, A. Bower, and L. Talley (2002), Japan/East Sea Intrathermocline Eddies, *Journal of Physical Oceanography*, 32(6), 1960–1974.
- Gruber, N., H. Frenzel, S. C. Doney, P. Marchesiello, J. C. Mc Williams, J. R. Moisan, J. Oram, G. K. Plattner, and K. Stolzenbach (2006), Eddy-resolving simulation of plankton ecosystem dynamics in the California Current System, *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 53(9), 1483–1516.
- Gruber, N., Z. Lachkar, H. Frenzel, P. Marchesiello, M. Münnich, J. C. Mc Williams, T. Nagai, and G. K. Plattner (2011), eastern boundary upwelling systems, *Nature geoscience*, 4.
- Hare, S. R., and N. J. Mantua (2000), Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989, *Progress in Oceanography*, 47(2-4), 103–145.
- Harley, C. D. G., H. A. Randall, K. M. Hultgren, B. G. Miner, C. J. B. Sorte, C. S. Thornber, L. F. Rodriguez, L. Tomanek, and S. L. Williams (2006), The impacts of climate change in coastal marine systems., *Ecology letters*, 9(2), 228–41.
- Hayward, T. L., and A. W. Mantyla (1990), Physical, chemical and biological structure of a coastal eddy near Cape Mendocino, *Journal of Marine Research*, 48, 825–850.
- Hayward, T. L., and E. L. Venrick (1998), Nearsurface pattern in the California Current, *Deep-Sea Research Part II*, 45(8-9), 1617–1638.
- Hayward, T. L., A. W. Mantyla, R. J. Lynn, and P. E. Smith (1994), The state of the California Current in 1993-1994, *Reports of California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Calcofi Rep*, 35, 19–35.
- Hayward, T. L., C. A. Collins, A. W. Mantyla, F. B. Schwing, T. Baumgartner, K. D. Hyrenbach, D. M. Checkley, P. E. Smith, and M. J. Tegner (1999), The state of the California Current in 1998-1999 : Transition to cool-water conditions, *Reports of California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Calcofi Rep*, 40, 29–62.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- Henson, S. A., and A. C. Thomas (2007), Phytoplankton scales of variability in the California Current System : 1. Interannual and cross-shelf variability, *Journal of Geophysical Research*, 112(C7), 1–12.
- Hickey, B. M. (1979), The California current system - hypotheses and facts, *Progress In Oceanography*, 8(4), 191–279.
- Hickey, B. M. (1998), Coastal oceanography of western North America from the tip of Baja California to Vancouver Island, in *The Sea*, vol. 11, edited by A. R. Robinson and K. H. Brink, chap. 12, pp. 345–393, John Wiley and Sons, Inc.
- Holling, C. S. (1965), The functional response of predators to prey density and its role in Mimicry and population regulation, *Memoirs Of The Entomological Society Of Canada*, 45(45), 5–60.
- Huntley, M. F., M. Zhou, and W. Nordhausen (1995), Mesoscale distribution of zooplankton in the California Current in late spring, observed by Optical Plankton Counter, *Journal of Marine Research*, 53(4), 647–674.
- Hutchins, D. A., and K. W. Bruland (1998), Iron-limited diatom growth and Si :N uptake ratios in a coastal upwelling regime, *Nature*, 393, 561–564.
- Hutchins, D. A., C. E. Hare, R. S. Weaver, Y. Zhang, G. F. Firme, G. R. DiTullio, M. B. Alm, S. F. Riseman, J. M. Maucher, and M. E. Geesey (2002), Phytoplankton iron limitation in the Humboldt Current and Peru Upwelling, *Limnology and Oceanography*, 47(4), 997–1011.
- Huyer, A. (1983), Coastal upwelling in the California current system, *Progress In Oceanography*, 12(3), 259–284.
- Huyer, A., J. A. Barth, P. M. Kosro, R. K. Shearman, and R. L. Smith (1998), Upper-ocean water mass characteristics of the California current, Summer 1993, *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 45, 1411–1442.
- Huyer, A., R. L. Smith, and J. Fleischbein (2002), The coastal ocean off Oregon and northern California during the 1997–1998 El Niño, *Progress in Oceanography*, 54(1-4), 311–341.

- Isaac, M., R. C. Dugdale, R. T. Barber, D. Blasco, and T. T. Packard (1985), Primary production cycle in an upwelling centre, *Deep-Sea Research*, 32(5), 503–529.
- Isern-Fontanet, J., E. Garcia-Ladona, and J. Font (2006), Vortices of the Mediterranean Sea : An altimetric perspective, *Journal of Physical Oceanography*, 36, 87–103.
- Ivlev, V. S. (1961), *Experimental ecology of the feeding of fishes*, viii, 302 pp., Yale University Press.
- Jackson, G. A. (1990), A model of the formulation of marine algal flocs by physical coagulation processes, *Deep-Sea Research*, 37(8), 1197–1211.
- Jahncke, J., B. L. Saenz, C. L. Abraham, C. Rintoul, R. W. Bradley, and W. J. Sydeman (2008), Ecosystem responses to short-term climate variability in the Gulf of the Farallones, California, *Progress in Oceanography*, 77(2-3), 182–193.
- Ji, R., M. Edwards, D. L. Mackas, J. a. Runge, and A. C. Thomas (2010), Marine plankton phenology and life history in a changing climate : current research and future directions., *Journal of plankton research*, 32(10), 1355–1368.
- Johnson, M. (1940), The correlation of water movements and dispersal of pelagic larval stages of certain littoral animals, especially the sand crab, *Emerita*., *Journal of Marine Research*, 2, 236–245.
- Kalnay, E., M. Kanamitsu, R. Kistler, W. Collins, D. Deaven, L. Gandin, M. Iredell, S. Saha, G. White, J. Woollen, Y. Zhu, M. Chelliah, W. Ebisuzaki, W. Higgins, J. Janowiak, K. C. Mo, C. Ropelewski, J. Wang, A. Leetmaa, R. Reynolds, and D. Jen (1996), The NCEP/NCAR 40-Year Reanalysis Project, *Bulletin of the American Meteorological Society*, 77(3), 437–471.
- Keister, J. E., and P. T. Strub (2008), Spatial and interannual variability in mesoscale circulation in the northern California Current System, *Journal of Geophysical Research*, 113(C4), 1–19.
- King, A., and K. Barbeau (2007), Evidence for phytoplankton iron limitation in the southern California Current System, *Marine Ecology Progress Series*, 342, 91–103.



## BIBLIOGRAPHIE

---

- Kishi, M., M. Kashiwai, D. Ware, B. Megrey, D. Eslinger, F. Werner, M. Noguchiaita, T. Azumaya, M. Fujii, and S. Hashimoto (2007), NEMURO - a lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem, *Ecological Modelling*, 202(1-2), 12–25.
- Klein, P., and G. Lapeyre (2009), The Oceanic Vertical Pump Induced by Mesoscale and Submesoscale Turbulence, *Annual Review of Marine Science*, 1(1), 351–375.
- Kone, V., E. Machu, P. Penven, V. Andersen, V. Garçon, P. Fréon, and H. Demarcq (2005), Modeling the primary and secondary productions of the southern Benguela upwelling system : A comparative study through two biogeochemical models, *Global Biogeochemical Cycles*, 19(GB4021), 1–22.
- Kosro, P. M., W. T. Peterson, B. M. Hickey, R. K. Shearman, and S. D. Pierce (2006), Physical versus biological spring transition : 2005, *Geophysical Research Letters*, 33(22), 1–6.
- Kruskal, W. H., and W. A. Wallis (1952), Use of ranks in one-criterion variance analysis, *Journal of the American Statistical Association*, 47(260), 583–621.
- Kudela, R. M., N. S. Banas, J. A. Barth, E. R. Frame, D. A. Jay, J. L. Largier, E. J. Lessard, T. D. Peterson, and A. J. V. Woude (2008), New Insights into the Controls and Mechanisms of Plankton Productivity in Coastal Upwelling Waters of the Northern California Current System, *Oceanography*, 21(4), 46–59.
- Kurian, J., F. Colas, X. Capet, J. C. Mc Williams, and D. B. Chelton (2011), Eddy Properties in the California Current System, *Journal of Geophysical Research*, 116(C08027).
- LaCasce, J., and J. Pedlosky (2004), The Instability of Rossby Basin Modes and the Oceanic Eddy Field, *Journal of Physical Oceanography*, 34(9), 2027–2041.
- Lachkar, Z., and N. Gruber (2011), What controls biological productivity in coastal upwelling systems ? Insights from a comparative modeling study, *Biogeosciences Discussions*, 8(3), 5617–5652.

- Landry, M. R. (1977), A review of important concepts in the trophic organization of pelagic ecosystems, *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 30(1-4), 8–17.
- Landry, M. R. (2003), Phytoplankton growth and microzooplankton grazing in high-nutrient, low-chlorophyll waters of the equatorial Pacific : Community and taxon-specific rate assessments from pigment and flow cytometric analyses, *Journal of Geophysical Research*, 108(C12), 1–14.
- Large, W. G., J. C. Mc Williams, and S. C. Doney (1994), Oceanic With Vertical Mixing : A Review Layer and Model a Nonlocal Boundary, *Reviews of Geophysics*, 32, 363–403.
- Largier, J. L., C. Lawrence, M. Roughan, D. Kaplan, E. Dever, C. Dorman, R. M. Kudela, S. Bollens, F. Wilkerson, and R. Dugdale (2006), WEST : A northern California study of the role of wind-driven transport in the productivity of coastal plankton communities, *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 53(25-26), 2833–2849.
- Lathuilière, C., V. Echevin, M. Lévy, and G. Madec (2010), On the role of the mesoscale circulation on an idealized coastal upwelling ecosystem, *Journal of Geophysical Research*, 115(C9), 1–14.
- Lavaniegos, B. E., and M. D. Ohman (2003), Long-term changes in pelagic tunicates of the California Current, *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 50(14-16), 2473–2498.
- Lavaniegos, B. E., and M. D. Ohman (2007), Coherence of long-term variations of zooplankton in two sectors of the California Current System, *Progress In Oceanography*, 75(1), 42–69.
- Lee, M.-M., and R. G. Williams (2000), The role of eddies in the isopycnic transfer of nutrients and their impact on biological production, *Journal of Marine Research*, 58(6), 895–917.
- Legaard, K. R., and A. C. Thomas (2006), Spatial patterns in seasonal and interannual variability of chlorophyll and sea surface temperature in the California Current, *Journal of Geophysical Research*, 111(C6), 1–21.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- Lévy, M., L. Mémerly, and G. Madec (2000), Combined effects of mesoscale processes and atmospheric high-frequency variability on the spring bloom in the MEDOC area, *Deep Sea Research Part I Oceanographic Research Papers*, 47(1), 27–53.
- Li, Q. P., P. J. S. Franks, M. R. Landry, R. Goericke, and A. G. Taylor (2010), Modeling phytoplankton growth rates and chlorophyll to carbon ratios in California coastal and pelagic ecosystems, *Journal of Geophysical Research*, 115(G4), 1–12.
- Li, Q. P., P. J. S. Franks, and M. R. Landry (2011), Microzooplankton grazing dynamics : parameterizing grazing models with dilution experiment data from the California Current Ecosystem, *Marine Ecology Progress Series*, 438, 59–69.
- Lima, I. D. (2002), Biological response to frontal dynamics and mesoscale variability in oligotrophic environments : Biological production and community structure, *Journal of Geophysical Research*, 107(C8), 1–21.
- Linkin, M. E., and S. Nigam (2008), The North Pacific oscillation–West Pacific teleconnection pattern : mature-phase structure and winter impacts, *Journal of Climate*, 21(9), 1979–1997.
- Lluch-Belda, D., R. A. Schwartzlose, R. Serra, R. Parrish, T. Kawasaki, D. Hedgecock, and R. Crawford (1992), Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the world oceans : a workshop report, *Fisheries Oceanography*, 1(4), 339–347.
- Longhurst, A. R. (1995), Seasonal cycles of pelagic production and consumption, *Progress in Oceanography*, 36(2), 77–167.
- Longhurst, A. R. (1998), *Ecological Geography of the Sea*, academic press ed., 397 pp., San Diego.
- Longhurst, A. R. (2006), *Ecological Geography of the Sea*, 2nd edition ed., 560 pp., San Diego.
- Lynn, R. J., and S. J. Bograd (2002), Dynamic evolution of the 1997–1999 El Niño–La Niña cycle in the southern California Current System, *Progress In Oceanography*, 54(1–4), 59–75.

- Lynn, R. J., and J. J. Simpson (1987), The California Current System : The seasonal variability of its physical characteristics, *Journal of Geophysical Research*, 92(C12), 12,947–12,966.
- Lynn, R. J., C. A. Collins, A. W. Mantyla, F. B. Schwing, T. Baumgartner, T. L. Hayward, T. Murphree, K. M. Sakuma, J. Garcia, K. D. Hyrenbach, A. Shankle, and M. J. Tegner (1998), The state of the California Current, 1997-1998 : Transition to El Nino conditions, *Reports of California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Calcofi Rep*, 39, 25–49.
- Mackas, D. L., and K. O. Coyle (2005), Shelf–offshore exchange processes, and their effects on mesozooplankton biomass and community composition patterns in the northeast Pacific, *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 52(5-6), 707–725.
- Mackas, D. L., W. T. Peterson, M. D. Ohman, and B. E. Lavaniegos (2006), Zooplankton anomalies in the California Current system before and during the warm ocean conditions of 2005, *Geophysical Research Letters*, 33(22), 1–7.
- Mahadevan, A., and D. Archer (2000), Modeling the impact of fronts and mesoscale circulation on the nutrient supply and biogeochemistry of the upper ocean, *Journal of Geophysical Research*, 105(C1), 1209–1225.
- Mantua, N. J., S. R. Hare, Y. Zhang, J. M. Wallace, and R. C. Francis (1997), A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production, *Bulletin of the American Meteorological Society*, 78(6), 1069–1079.
- Marchesiello, P., and P. Estrade (2010), Upwelling limitation by onshore geostrophic flow, *Journal of Marine Research*, 68(4), 37–62.
- Marchesiello, P., J. C. McWilliams, and A. Shchepetkin (2001), Open boundary conditions for long-term integration of regional oceanic models, *Ocean Modelling*, 3(1-2), 1–20.
- Marchesiello, P., J. C. Mc Williams, and A. F. Shchepetkin (2003), Equilibrium structure and dynamics of the California Current System, *Journal of Physical Oceanography*, 33(4), 753–783.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- Martin, A. P., K. J. Richards, and M. J. R. Fasham (2001), Phytoplankton production and community structure in an unstable frontal region, *Journal of Marine Systems*, 28(1-2), 65–89.
- Martin, A. P., K. J. Richards, A. Bracco, and A. Provenzale (2002), Patchy productivity in the open ocean, *Global Biogeochemical Cycles*, 16(2), 1–9.
- Masumoto, Y., H. Sasaki, T. Kagimoto, N. Komori, A. Ishida, Y. Sasai, T. Miyama, T. Motoi, H. Mitsudera, K. Takahashi, and S. Hirofumi (2004), A fifty-year eddy-resolving simulation of the world ocean : Preliminary outcomes of OFES (OGCM for the Earth Simulator), *Journal of Earth Simulator*, 1(April), 35–56.
- Mc Cave, I. (1984), Size spectra and aggregation of suspended particles in the deep ocean, *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 31(4), 329–352.
- Mc Clatchie, S., R. Goericke, J. A. Koslow, F. B. Schwing, S. J. Bograd, R. Charter, W. Watson, N. Lo, K. Hill, J. Gottschalck, M. L’Heureux, Y. Xue, W. T. Peterson, R. Emmet, C. A. Collins, G. Gaxiola-Castro, R. Durazo, M. Kahru, B. G. Mitchell, K. D. Hyrenbach, W. J. Sydeman, R. W. Bradley, P. Warzybok, and E. Bjorkstedt (2008), The state of the California Current, 2007 – 2008 : la Nina conditions and their effects on the ecosystem, *Reports of California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Calcofi Rep*, 49, 39–76.
- Mc Gillicuddy, D. J., A. R. Robinson, and J. J. Mc Carthy (1995), Coupled physical and biological modelling of the spring bloom in the North Atlantic (II) : three dimensional bloom and post-bloom processes, *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 42(8), 1359–1398.
- Mc Gowan, J. A. (1974), The nature of oceanic ecosystems, in *The Biology*, edited by O. S. U. Press, pp. 9–28.
- Mc Gowan, J. A. (1977), What regulates pelagic community structure in the Pacific ?, in *Ocean Sound Scattering Prediction*, edited by N.R. Anderson and B.J. Zahuranec, plenum pre ed., pp. 423–444.

- Mc Gowan, J. A., D. B. Chelton, and A. Conversi (1996), Plankton patterns, climate, and change in the california current, *Reports of California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Calcofi Rep*, 37, 45–68.
- Mc Gowan, J. A., S. Bograd, R. Lynn, and A. Miller (2003), The biological response to the 1977 regime shift in the California Current, *Deep Sea Research Part II -Topical Studies in Oceanography*, 50, 2567–2582.
- McIsaac, J. J., R. C. Dugdale, R. T. Barber, and D. Blasco (), *Deep Sea Research Part B*, (5A, pages = 503–529, title = Primary production cycle in an upwelling center, volume = 32, year = 1985).
- Megrey, B., K. Rose, R. Klumb, D. Hay, F. Werner, D. Eslinger, and S. Smith (2007), A bioenergetics-based population dynamics model of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) coupled to a lower trophic level nutrient–phytoplankton–zooplankton model : Description, calibration, and sensitivity analysis, *Ecological Modelling*, 202(1-2), 144–164.
- Mendelssohn, R., F. B. Schwing, and S. J. Bograd (2003), Spatial structure of subsurface temperature variability in the California Current, 1950–1993, *Journal of Geophysical Research*, 108(C3), 1–15.
- Menge, B. A., B. A. Daley, P. A. Wheeler, and P. T. Strub (1997), Rocky intertidal oceanography : An association between community structure and nearshore phytoplankton concentration, *Limnology And Oceanography*, 42(1), 57–66.
- Michaelis, L., and M. L. Menten (1913), Die Kinetik der Invertinwirkung, *Biochemische Zeitschrift*, 49(333-369), 333–369.
- Milliff, R. F., W. G. Large, J. Morzel, G. Danabasoglu, and T. M. Chin (1999), Ocean general circulation model sensitivity to forcing from scatterometer winds, *Journal of Geophysical Research, Oceans*,, 104(C5), 11,337–11,358.
- Moisan, J. R., and E. E. Hofmann (1996), Modeling nutrient and plankton processes in the California coastal transition zone 1. A time- and depth-dependent model, *Journal of Geophysical Research*, 101(C10), 22,647–22,676.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- Moriceau, B., M. Gallinari, and K. Soetaert ().
- Morozov, A. Y. (2010), Emergence of Holling type III zooplankton functional response : bringing together field evidence and mathematical modelling., *Journal of theoretical biology*, 265(1), 45–54.
- Narimousa, S., and T. Maxworthy (1989), Application of a laboratory model to the interpretation of satellite and field observations of coastal upwelling, *Dynamics of Atmospheres and Oceans*, 13(1-2), 1–46.
- NGDC (1988), ETOPO 5 Database, Data Announcement 88-MGG-02, *Tech. rep.*, Digital Relief of the Surface of the Earth. NOAA, National Geophysical Data Center, Boulder, Colorado.
- Orlanski, I. (1976), A simple boundary condition for unbounded hyperbolic flows, *Journal of Computational Physics*, 21(3), 251–269.
- Orr, J. C., V. J. Fabry, O. Aumont, L. Bopp, S. C. Doney, R. Feely, A. Gnanadesikan, N. Gruber, A. Ishida, F. Joos, R. M. Key, K. Lindsay, E. Maier-Reimer, R. Matear, P. Monfray, A. Mouchet, R. G. Najjar, G. K. Plattner, K. B. Rodgers, C. L. Sabine, J. L. Sarmiento, R. Schlitzer, R. D. Slater, I. J. Totterdell, M.-F. Weirig, Y. Yamanaka, and A. Yool (2005), Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms., *Nature*, 437(7059), 681–6.
- Oschlies, A., and V. Garçon (1998), Eddy-induced enhancement of primary production in a model of the North Atlantic Ocean, *Nature*, 394(6690), 266–269.
- Pachauri, R. K., and A. Reisinger (2007), *IPCC Synthesis Report AR4*, ipcc, geneva, switzerland ed., 104 pp.
- Palacios, D., S. J. Bograd, D. Foley, and F. B. Schwing (2006), Oceanographic characteristics of biological hot spots in the North Pacific : A remote sensing perspective, *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 53(3-4), 250–269.
- Penven, P., P. Marchesiello, L. Debreu, and J. Lefèvre (2007), Software tools for pre- and post-processing of oceanic regional simulations, *Environmental Modelling & Software*, 23(5), 660–662.

- Peterson, W. T. (1998), Life cycle strategies of copepods in coastal upwelling zones, *Journal of Marine Systems*, 15(1-4), 313–326.
- Peterson, W. T., and F. B. Schwing (2003), A new climate regime in northeast pacific ecosystems, *Geophysical Research Letters*, 30(17), 1–4.
- Philander, S. G., and J. H. Yoon (1982), Eastern boundary currents and coastal upwelling, *Journal of Physical Oceanography*, 12(8), 862–879.
- Pickett, M. H., and J. D. Panduan (2003), Ekman transport and pumping in the California Current based on the U.S. Navy’s high-resolution atmospheric model (COAMPS), *Journal of Geophysical Research*, 108(C10), 1–10.
- Platt, T., L. Gallegos, and W. G. Harrison (1980), Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton, *Journal of Marine Research*, 38(4), 687–701.
- Plattner, G. K., N. Gruber, and J. C. Frenzel H, and McWilliam (2005), Decoupling marine export production from new production, *Geophysical Research Letters*, 32(11), 32–35.
- Portner, H. O., M. Langenbuch, and A. Reipschlager (2004), Biological impact of elevated ocean  $CO_2$  concentrations : lessons from animal physiology and Eearth history, *Journal of Oceanography*, 60(4), 705–718.
- Powell, T. M., C. V. W. Lewis, E. Curchitser, D. B. Haidvogel, A. J. Hermann, and E. L. Dobbins (2006), Results from a three-dimensional, nested biological-physical model of the California Current System and comparisons with statistics from satellite imagery, *Journal of Geophysical Research*, 111(C7), 1–14.
- Rebstock, G. (2001), Long-term stability of species composition in calanoid copepods off southern California, *Marine Ecology Progress Series*, 215(1990), 213–224.
- Richardson, P. (2000), A census of Meddies tracked by floats, *Progress in Oceanography*, 45(2), 209–250.
- Riebesell, U. (2004), Effects of  $CO_2$  Enrichment on Marine Phytoplankton, *Journal of Oceanography*, 60(4), 719–729.



## BIBLIOGRAPHIE

---

- Rivière, P., and P. Pondaven (2006), Phytoplankton size classes competitions at sub-mesoscale in a frontal oceanic region, *Journal of Marine Systems*, 60(3-4), 345–364.
- Roemmich, D., and J. Mc Gowan (1995), Climatic warming and the decline of zooplankton in the California Current, *Science*, 267, 1324–1326.
- Rogers, J. C. (1981), The North Pacific Oscillation, *Journal of Climatology*, 1(1), 39–57.
- Rose, K., B. Megrey, F. Werner, and D. Ware (2007), Calibration of the NEMURO nutrient–phytoplankton–zooplankton food web model to a coastal ecosystem : Evaluation of an automated calibration approach, *Ecological Modelling*, 202(1-2), 38–51.
- Rykaczewski, R. R., and D. M. Checkley (2008), Influence of ocean winds on the pelagic ecosystem in upwelling regions., *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(6), 1965–70.
- Sangra, P., A. Pascual, A. Rodriguez-Santana, F. Machin, E. Mason, J. C. McWilliams, J. L. Pelegri, C. Dong, A. Rubio, J. Aristegui, A. Marrero-Diaz, A. Hernandez-Guerra, A. Martinez-Marrero, and M. Auladell (2009), The Canary Eddy Corridor : A major pathway for long-lived eddies in the subtropical North Atlantic, *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 56, 2100–2114.
- Sarmiento, J. L., and N. Gruber (2006), *Ocean biogeochemical dynamics*, princeton university press ed., 526 pp.
- Sasaki, H., Y. Sasai, M. Kawahara, F. Furuichi, A. Araki, A. Ishida, Y. Yamanaka, Y. Masumoto, and H. Sakuma (2004), A series of eddy -resolving ocean simulations in the world ocean : OFES (OGCM for the Earth Simulator) project, in *OCEAN'04*, pp. 1535–1541.
- Sasaki, H., M. Nonaka, Y. Masumoto, Y. Sasai, H. Uehara, and H. Sakuma (2006), An eddy -resolving hindcast simulation of the quasi-global ocean from 1950 to 2003 on the Earth Simulator, in *High Resolution Numerical Modelling of the Atmosphere and Ocean*, edited by W. Ohfuchi and K. Hamilton, springer ed., New York.

- Schirripa, M. J., and J. J. Colbert (2006), Interannual changes in sablefish (*Anoplopoma fimbria*) recruitment in relation to oceanographic conditions within the California Current System, *Fisheries Oceanography*, *15*(1), 25–36.
- Schneider, N., and B. D. Cornuelle (2005), The Forcing of the Pacific Decadal Oscillation, *Journal of Climate*, *18*(21), 4355–4373.
- Schwing, F. B., M. O. Farrell, and J. M. Steger (1996), Coastal Upwelling indices west coast of North America, *NOAA Tech. Rep., NMFS SWFSC NMFS SWFSC*, *231*, 144.
- Schwing, F. B., N. A. Bond, S. J. Bograd, T. Mitchell, M. A. Alexander, and N. J. Mantua (2006), Delayed coastal upwelling along the U.S. West Coast in 2005 : A historical perspective, *Geophysical Research Letters*, *33*(22), 1–5.
- Send, U., R. C. Beardsley, and C. D. Winant (1987), Relaxation From Upwelling in the Coastal Ocean Dynamics Experiment, *Journal of Geophysical Research*, *92*(C2), 1683–1698.
- Shanks, A. L., and G. C. Roegner (2007), Recruitment limitation in Dungeness crab populations is driven by variation in atmospheric forcing., *Ecology*, *88*(7), 1726–37.
- Shchepetkin, A. F., and J. C. Mc Williams (2005), The regional oceanic modeling system (ROMS) : a split-explicit, free-surface, topography-following-coordinate oceanic model, *Ocean Modelling*, *9*(4), 347–404.
- Shchepetkin, A. F., and J. C. Mc Williams (2009), Correction and commentary for “Ocean forecasting in terrain-following coordinates : Formulation and skill assessment of the regional ocean modeling system” by Haidvogel et al., *J. Comp. Phys.* *227*, pp. 3595–3624, *Journal of Computational Physics*, *228*(24), 8985–9000.
- Shipe, R. F., U. Passow, M. A. Brzezinski, W. M. Graham, D. K. Pak, D. A. Siegel, and A. L. Alldredge (2002), Effects of the 1997 – 98 El Nino on seasonal variations in suspended and sinking particles in the Santa Barbara basin, *Progress In Oceanography*, *54*(1-4), 105–127.
- Snyder, S. L. C., Mark A., N. S. Diffenbaugh, and J. L. Bell (2003), Future climate change and upwelling in the California Current, *Geophysical Research Letters*, *30*(15), 1–4.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- Song, H., A. J. Miller, B. D. Cornuelle, and E. Di Lorenzo (2011), Changes in upwelling and its water sources in the California Current System driven by different wind forcing, *Dynamics of Atmospheres and Oceans*, *in press*, 1–22.
- Song, Y., and D. Haidvogel (1994), A Semi-implicit Ocean Circulation Model Using a Generalized Topography-Following Coordinate, *Journal of Computational Physics*, *115*, 228–244.
- Spall, S. A., and K. J. Richards (2000), A numerical model of mesoscale frontal instabilities and plankton dynamics — I. Model formulation and initial experiments, *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, *47*(7), 1261–1301.
- Steele, J. H., and E. W. Henderson (1981), A simple plankton model, *American Naturalist*, *117*(5), 676–691.
- Steele, J. H., and E. W. Henderson (1993), The significance of interannual variability, in *Towards a model of ocean biogeochemical processes*, edited by G. T. Evans and M. J. R. Fasham, springer-v ed., pp. 237–260, New York.
- Strub, P. T., and C. James (2000), Altimeter-derived variability of surface velocities in the California Current System : 2. Seasonal circulation and eddy statistics, *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, *47*(5-6), 831–870.
- Sydeman, W. J., and S. A. Thompson (2010), The California Current Integrated Ecosystem Assessment ( IEA ), Module II : Trends and Variability in Climate-Ecosystem State, *NOAA Tech. Rep., NMFS SWFSC Environmental Research Division*, (January), 1–59.
- Sydeman, W. J., R. W. Bradley, P. Warzybok, C. L. Abraham, J. Jahncke, K. D. Hyrenbach, V. Kousky, J. M. Hipfner, and M. D. Ohman (2006), Planktivorous auklet *Ptychoramphus aleuticus* responses to ocean climate, 2005 : Unusual atmospheric blocking?, *Geophysical Research Letters*, *33*(22), 1–5.
- Thomas, A. C., and P. Brickley (2006), Satellite measurements of chlorophyll distribution during spring 2005 in the California Current, *Geophysical Research Letters*, *33*, 1–5.

- Thomas, A. C., P. Brickley, and R. Weatherbee (2009), Interannual variability in chlorophyll concentrations in the Humboldt and California Current Systems, *Progress in Oceanography*, 83(1-4), 386–392.
- Veneziani, M., C. A. Edwards, J. D. Doyle, and D. Foley (2009), A central California coastal ocean modeling study : 1. Forward model and the influence of realistic versus climatological forcing, *Journal of Geophysical Research*, 114(C4), 1–16.
- Venrick, E. L. (1998), Spring in the California Current :the distribution of phytoplankton species, April 1993 and April 1995, *Marine Ecology Progress Series*, 167, 73–88.
- Venrick, E. L. (2002), Floral patterns in the California Current System off southern California : 1990-1996, *Journal of Marine Research*, 60(1), 171–189.
- Vignudelli, S., A. G. Kostianoy, P. Cipollini, and J. Benveniste (2011), in *Coastal Altimetry*, Springer, Berlin.
- Wainwright, T., L. Feinberg, R. Hooff, and W. T. Peterson (2007), A comparison of two lower trophic models for the California Current System, *Ecological Modelling*, 202(1-2), 120–131.
- Walker, G. T., and E. W. Bliss (1932), World weather, *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 4(5), 53–84.
- Ware, D. M., and R. E. Thomson (2005), Bottom-up ecosystem trophic dynamics determine fish production in the Northeast Pacific., *Science*, 308(5726), 1280–1284.
- Washburn, L., M. S. Swenson, J. L. Largier, P. M. Kosro, and S. R. Ramp (1993), Cross-shelf sediment transport by an anticyclonic eddy off northern california., *Science*, 261(5128), 1560–1564.
- Werner, F., S. Ito, B. Megrey, and M. Kishi (2007), Synthesis of the NEMURO model studies and future directions of marine ecosystem modeling, *Ecological Modelling*, 202(1-2), 211–223.
- Wroblewski, J. S. (1977), A model of phytoplankton plume formation during variable Oregon upwelling, *Journal of Marine Research*, 35(2), 357–394.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- Yamamura, O., T. Inada, and K. Shimazaki (1998), Predation on *Euphausia pacifica* by demersal fishes : predation impact and influence of physical variability, *Marine Biology*, *132*(2), 195–208.
- Yang, Z., and R. E. Dickinson (1995), study of spin-up processes in land surface models with the first stage data of Project for Intercomparison Schemes Phase I ( a ), *Journal of Geophysical Research*, *100*(D8), 16,553–16,578,.



## Résumé

Le système du Courant de Californie (CCS) est l'un des grands systèmes d'upwelling de bord est de la planète, caractérisés par un régime saisonnier de vents qui provoque des remontées d'eaux profondes (upwelling côtier), riches en nutriments, favorisant une forte activité biologique. À long terme, l'écosystème du CCS révèle des alternances de dominance de communautés marines, encore inexpliquées. L'objet de cette thèse est de comprendre l'effet de la variabilité pluriannuelle des vents sur la structure et le fonctionnement des premiers maillons trophiques de l'écosystème du CCS à partir d'études de processus reposant sur une approche numérique.

Une première étude a permis de montrer que l'upwelling côtier et le transport côte-large ont une variabilité à basse fréquence fortement corrélée à celle de la tension de vent parallèle à la côte et au mode North Pacific Gyre Oscillation (NPGO), mis en évidence récemment et connu pour capturer une part de la variabilité à basse fréquence des vents d'upwelling et de la chlorophylle dans le CCS. Une étude fine de ces vents a permis de mettre en évidence une relation forte entre leur variabilité saisonnière et le mode NPGO, avec une modulation temporelle du déclenchement de la saison d'upwelling du CCS. L'impact d'un tel déphasage de l'upwelling sur un écosystème planctonique a pu ensuite être testé. À la côte, l'écosystème répond directement à un scénario d'upwelling précoce par une productivité plus forte. Au large, les incidences sur l'écosystème s'opèrent via les processus de transport côte-large. L'effet sur le zooplancton est plus prononcé que sur le phytoplancton et est susceptible d'affecter les niveaux trophiques supérieurs.

**Mots clés :** California Current System, upwelling côtier, variabilité inter-annuelle, variabilité saisonnière, écosystème, NPGO, transport côte-large, ROMS.

## Abstract

The California Current System (CCS) is one of the major eastern boundary upwelling systems, which are characterized by a seasonal wind regime that upwells deep nutrient-rich water to the surface, favorable to high biological activity at coast. In the long term, the CCS ecosystem reveals still unexplained shifts in marine communities. In this context, this thesis aims at understanding how pluriannual wind variability influences the structure and functioning of the lower trophic levels of the CCS ecosystem. With this end in view, we carry out process studies based on a numerical approach.

In a first study, we show that the low frequency variability of coastal upwelling and cross-shore transport is strongly correlated with that of alongshore wind stress and with the North Pacific Gyre Oscillation (NPGO). This latter mode was recently discovered and is known to explain part of the low frequency variability of the upwelling winds and chlorophyll in the CCS. At a finer scale, we show a strong relationship between the seasonal variability of the upwelling winds and the NPGO, which is translated into temporal modulation of the upwelling onset in the CCS. We investigate the influence of such a delay in upwelling onset on a planktonic ecosystem. Nearshore, in an early upwelling scenario, the ecosystem is immediately more productive. Offshore, the ecosystem is also influenced via cross-shore transport processes. The effect on zooplankton species is more pronounced than on phytoplankton species and may impact higher trophic levels.

**Key words :** California Current System, coastal upwelling, pluriannual variability, seasonal variability, ecosystem, NPGO, cross-shore transport, ROMS.